AUS DEM ZOOLOGISCHEN INSTITUT ZU LEIPZIG

STUDIEN ÜBER ACTINOLOBA (METRIDIUM) DIANTHUS

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT
DER UNIVERSITÄT LEIPZIG

VORGELEGT VON

BRUNO HAUSDING
AUS KAMENZ IN SACHSEN

MIT 34 FIGUREN IM TEXT

LEIPZIG UND BERLIN
WILHELM ENGELMANN
1913

Angenommen von der III. Sektion auf Grund der Gutachten der Herren
CHUN und PFEFFER

Leipzig, den 22. Juli 1913.

Der Procancellar:
LE BLANC.

Sonderabdruck aus: »Archiv für Entwicklungsmechanik«. 38. Bd., 1. Heft

Inhaltsübersicht.

1. Biologische und morphologische Bemerkungen.

Die folgende Arbeit verdankt ihre Entstehung einer Anregung des Herrn Geheimrats Prof. Dr. Chun in Leipzig. Sie war bereits Ende Oktober 1911 fertiggestellt, konnte aber bestimmter Umstände wegen bis jetzt nicht veröffentlicht werden. Es sollen darin die verschiedenen Formen der ungeschlechtlichen Vermehrung der Seenelke (*Actinoloba dianthus*) besprochen und die daraus resultierenden Abnormalitäten einer eingehenden Betrachtung unterzogen werden.

Von der Farbenpracht der erwähnten Pflanzentiere mag eine kurze Tabelle sprechen:

Exemplar	Mauerblatt	Tentakel	Mundlippenwülste
A	unten braun, oben kobaltblau	braun, weiße Spitzen, darunter liegender Mundscheibenteil in Neutraltinte	braun
B	rosa	zart rosa	lichtrot
C	gelblich weiß	gelblich weiß, durchscheinend	gelblich weiß
D	weiß, rosa angehaucht	gelblich weiß, durchscheinend	schmutzig braun
E	grünlich zinkgelb, Septen durch weiße Streifen angezeigt	schmutzig grünlichweiß mit weißen Ringen	schmutzig weiß
F	hell ockergelb	schmutzig weiß, durchscheinend	hell ockergelb
G	hell orange	dunkel zinnober	hell sienna
H	dunkelbraun	schmutzig weiß, darunter liegende Mundscheibe bläulichweiß	hell zinnober, Schlundrinne weißlich
J	schmutzig zinnober	rosa, Tentakelgrund in Neutraltinte	lichtrot, Schlundrinnen in hellem Zinnober

Dazu treten Exemplare, die nur einfarbig sind, hauptsächlich solche in schwach lachsroter Farbe. Auch rein weiße Tiere sind nicht selten.

Die mit *Actinoloba* besetzten Muschelschalen und Steine zeigen, daß meist eine Anzahl gleichgefärbter Tiere einen bestimmten Platz einnehmen[1]). Diese Tatsache ist eine Folgeerscheinung der ungeschlechtlichen Vermehrung. Die Tiere schnüren Teile von der Fußscheibe ab, die sich regenerieren und kleine Aktinien von gleicher Farbe bilden.

Unsere Seenelken sitzen scheinbar fest. Wenn man aber einzelne genau beobachtet, so wird man kleine Ortsveränderungen wahrnehmen. Es kommt vor, daß Tiere in inniger Gemeinschaft $1/2$ Jahr lang und noch länger still an einem Orte sitzen. So saßen drei weiß gefärbte Polypen mindestens 6 Monate lang auf einer Muschelschale beisammen. Aber eines Tages kam in einen von ihnen ein Wandertrieb. Er kroch aufwärts und abwärts und durchquerte das Becken in allen Richtungen. Es ist nun durch Parker[2]) die Ansicht geltend

[1]) Vgl. Parker, 1899, S. 49.

[2]) 1899, S. 48, Anmerkung.

gemacht worden, daß sich kleinere Tiere schneller bewegten als größere. Dem kann ich nicht beistimmen; denn eine *Actinoloba* von durchschnittlich 5 cm Fußscheibendurchmesser kroch am Glase nach oben und legte in 24 Stunden durchschnittlich 3 cm zurück. Eine andere von gleicher Größe kroch an der inneren Wand einer größeren Konservenbüchse und legte auch täglich 3 und 4 cm zurück. Unsere oben erwähnte weiße *Actinoloba*, die 12 cm hoch war und deren Mundscheibe 9 cm im Durchmesser hatte, war schon einige Tage hin und her gekrochen, ehe ihre Ortsveränderungen gemessen wurden. Sie bewegte sich im Seewasserbecken eine Felswand von grobkörnigem Granit in die Höhe und legte da 25 cm in 24 Stunden zurück. Dann ging es auf die Spitze eines unbehauenen Steines hinauf, durch ein etwa 4 cm tiefes und 5 cm breites Tal auf den andern Stein hinüber. Die in 24 Stunden zurückgelegte Strecke betrug wieder ungefähr 25 cm. Darauf glitt das Tier die Felswand hinunter und brachte es auf eine Wegleistung von 40 cm in 24 Stunden. Das geschah im Januar. Der Wandertrieb hielt noch lange Zeit an. Bei andern größeren Exemplaren wurde festgestellt, daß die Durchschnittsleistung bei lebhafter Kriechbewegung auf 1 cm in der Stunde zu veranschlagen ist[1, 2]. Diese Ortsveränderung mit der Fußscheibe ist aber nicht die einzige, die beobachtet werden konnte. Einige Tiere lösten sich ab und kamen so auf den Grund, daß ihr Tentakelkranz dem Boden zugekehrt war. Sie bewegten sich in dieser Stellung fort, bis sie an die Glaswand kamen. Dort saugten sie sich mit dem äußeren Rande der Fußscheibe fest. Man konnte zuckende Bewegungen wahrnehmen, durch welche der übrige Teil der Fußscheibe immer mehr dem Glase genähert wurde. Dann krochen die Aktinien am Glase weiter. Vielfach suchten sich Tiere, die auf dem Mauerblatte lagen, in folgender Weise wieder aufzurichten: Der nach oben gewendete Teil der Fußscheibe mit dem daran grenzenden Stücke des Mauerblattes schwollen durch Wassereinnahme stark auf und streckten sich nun soweit über den andern Teil der Fußscheibe hinaus, daß dieser mit Wasser angefüllte Teil schwerer wurde und sich langsam nach unten senkte[3]. So bekam

---

[1]) Nach FLEURE und WALTON (Zool. Jahresbericht für 1907) bewegt sich *Metr. dianthus* 7 inches am Tage.

[2]) Vgl. die Angaben TORREYS über *Sagartia Davisi* [On the Habits and Reactions etc.].

[3]) Der Teil des Mauerblattes, welcher der Unterlage auflag, wurde wahrscheinlich etwas kontrahiert.

die Basis wieder ihre Anheftungsstelle. Nachdem sich das Tier genügend festgeankert hatte, hob es auch sein Mauerblatt wieder in die Höhe.

Die Felder von *Actinoloba* blühen nicht zu jeder Tageszeit, vielleicht nicht einmal täglich auf, sondern ihr Entfalten hängt von verschiedenen Umständen ab, die wir als Witterungsverhältnisse im Wasser bezeichnen könnten. Die auslösenden Faktoren hat BOHN[1]) zusammengestellt. Es sind gegen 40[2]). Dazu kämen vielleicht noch die Reaktionen auf den Luftdruck, auf die DICQUEMARE[3]) besonders aufmerksam macht. Er verwendete eine Aktinienart als Barometer, gab aber dem Instrumente den Vorzug vor dem Tiere.

Schon hier am Anfange möchte ich darauf aufmerksam machen, daß *Actinoloba dianthus* nicht der einzige Name des Polypen ist. Wir finden bei CARLGREN[4]) noch folgende Synonyme: *Actinia dianthus*, *Actinia plumosa*, *Actinia varians*, *Cribrina plumosa*, *Metridium dianthus*, *Metridium plumosa* oder *plumosum*. Allgemein gebräuchlich sind jetzt die beiden Namen: *Actinoloba dianthus* und *Metridium dianthus*.

Von einer genauen Beschreibung des Tieres ist hier abzusehen. Durch eine kurze Charakteristik der Gestalt sollen nur die Bezeichnungen für die einzelnen Teile gegeben werden.

Ein zylinderförmiges Mauerblatt erweitert sich nach unten und geht in die Fußscheibe über. Ein ringförmiger Wulst an der oberen Körperwand deutet den inneren Sphinkter an: einen Ringmuskel, der das Mauerblatt über den oberen Teil des Tieres zusammenziehen kann. Wie unten der Fuß, so bildet oben die breite Mundscheibe den Abschluß. Bei älteren Tieren zeigt sie lappenförmige Ausbuchtungen (daher *Actinoloba*). Auf ihr steht ein Kranz von Fangarmen oder Tentakeln, die in Zyklen angeordnet sind. Ihre Zahl kann bis zu 1000 betragen[5]). Von der Mitte der Mundscheibe stülpt sich ein Schlundrohr oder Ösophagus in den Körperhohlraum hinein. Auf seiner Innenfläche verlaufen Wülste in Längsrichtung, die sich oben auf der Mundscheibe in einen kleinen Stern ausbreiten. Wir bezeichnen ihren oberen Teil in der folgenden Arbeit als Lippenwülste. Das Schlundrohr ist oben zusammengedrückt und markiert so die

---

1) Les facteurs de la rétraction etc.

2) Vgl. auch FISCHER (Zool. Jahresber. f. 1888).

3) Juin 1776.

4) 1893, S. 102.

5) Vgl. CARLGREN, 1893, S. 103.

Richtungsebene. In einem oder auch in allen beiden Winkeln zeigt es eine von der andern Innenfläche verschiedene Struktur. In diesen Schlundrinnen oder Siphonoglyphen bewegt sich gewöhnlich ein Wasserstrom, während der andere Teil des Ösophagus geschlossen ist. Oben bildet die Siphonoglyphe einen Teil des erwähnten Sterns und wird hier von zwei stark ausgebildeten Lippenwülsten begrenzt. Sie nimmt so kragenförmige Gestalt an. Das ganze Tier besteht aus drei Körperschichten. Außen liegt das Ektoderm, innen das Entoderm, und die Stützschicht bildet das Mesoderm oder die Mesoglöa. Wie in einer Mohnkapsel verlaufen Scheidewände oder Septen von der Körperwand nach dem Schlundrohre hin. Sind sie mit diesem verbunden, so heißen sie vollständig, im andern Falle unvollständig. Die Septen treten mit wenig Ausnahmen paarig auf. Der Raum innerhalb eines Paares wird als Binnenfach, Septalraum, loge bezeichnet. Zwischen den Paaren liegen die Interseptalräume, Zwischenfächer oder interloges. An jeder Septe zieht sich eine Muskelwulst von oben nach unten. Auf Querschnitten hat sie die Form einer Fahne und wird darum Muskelfahne genannt. Das Mesoderm verzweigt sich in ihr baumförmig. Liegen die beiden Muskelfahnen eines Paares einander zugekehrt, so redet man von gewöhnlichen oder nichtdirektiven Septenpaaren. Sind jedoch die Muskelwülste an den Außenwänden des Septenpaares angeheftet, so wird dieses als Richtungsseptenpaar oder als direktives Paar bezeichnet. Jede Schlundrinne steht mit einem solchen Richtungsseptenpaare in Verbindung. Sind zwei oder mehrere Schlundrinnen vorhanden, so treten dementsprechend auch mehrere Richtungsseptenpaare auf. An den Rändern der unvollständigen Septen oder auch an den vollständigen Septen unterhalb der Ösophagusanheftung treten gewundene Wülste, Mesenterialfilamente auf, welche in gewisser Beziehung zur Verdauung stehen. Dann heftet sich an die Septe gewöhnlich noch ein langer Nesselfaden, eine Akontie an. Sie wird durch eine verschließbare Öffnung des Mauerblattes, Cinclide genannt, nach außen geschleudert. Die Septen sind von inneren und äußeren Septalstomata durchbrochen. Diese dienen wahrscheinlich zum Ausgleich des Flüssigkeitsdruckes innerhalb der Aktinie, vielleicht auch der freieren Bewegung der Akontien.

Will man die eigentümlichen Lebensäußerungen der Aktinie beobachten, so geschieht das am besten, wenn das Tier stark gereizt wird. Dann zieht sich der Tentakelkranz zurück, und der Sphinkter mit dem angrenzenden Mauerblatte wölbt sich langsam darüber hin-

weg, etwa so, wie man einen Brotbeutel zusammenzieht. Es dauert nicht lange, so werden an dem Mauerblatte Öffnungen sichtbar. Weiße Massen bewegen sich unter der Körperwand aufwärts und abwärts, und in einem Augenblicke kommt eine weiße Akontie aus der Öffnung heraus. Sie wird zunächst als eine Schlinge ausgeschossen. Erst dann, wenn diese weit genug aus der Körperwand herausgetreten ist, wird auch die Spitze des Nesselfadens frei. Diese Verteidigungswaffen werden auch durch andere Löcher im Mauerblatte herausgepreßt, so daß ein stark gereiztes Tier über und über von Fäden bedeckt ist. Sie dringen durch die Fußscheibe, wenn das Tier abgelöst wird, und können durch Ösophagus und Tentakelspitzen austreten. Es wäre hierbei die Frage zu erörtern, wie die Öffnung der Cincliden erfolgt, ob durch Spannung der Wand oder je einen besonderen Sphinkter, oder ob das Mesoderm eine lebende Schicht ist, die derartige Verlagerungen bewirken kann. Daß die Öffnungen nicht eine Folge von Spannungserscheinungen sind, glaube ich einem Querschnitte eines kleinen Tieres entnehmen zu können. Nicht nur an der Stelle, wo die Körperwand infolge der Spannung verdünnt ist, sondern auch an der gegenüberliegenden, stark verdickten Stelle wird sie von Cincliden durchbrochen. Bei der Frage, ob das Mesoderm eine lebendige Schicht sei, möchte ich mich der Annahme FAUROTS[1]) anschließen, der die Frage bejaht.

Die ausgeschleuderten Nesselfäden bewegen sich langsam. Sie rollen sich ein und wieder auf und zeigen auch Kriechbewegungen. Es kommt häufig vor, daß sie abreißen. So führen sie längere Zeit ein selbständiges Leben. Unterbleibt eine Wiederholung des Reizes, so werden die Akontien langsam durch die Cincliden eingezogen. Der Sphinkter erweitert sich, und der Tentakelkranz breitet sich wieder aus. Die Tentakeln stehen nicht unbedingt ruhig, sondern schwanken unaufhörlich durcheinander und tasten so das Wasser in ihrer Umgebung ab. Stößt dann ein kleines Tier gegen die Tentakelspitzen, so wird es durch einen heftigen Ruck des Fangarmes nach der Mundscheibe geworfen. Es hat vielleicht einen heftigen Schlag von den Nesselfäden des Tentakels erhalten und ist für den Augenblick gelähmt, so daß es von dem Wasserstrom in die Siphonoglyphe hineingerissen wird. Im Aquarium des Zoologischen Instituts zu Leipzig wurden die Aktinien nicht dieser zufälligen Ernährungsweise überlassen, sondern von Tag zu Tag mit dem Fleisch von *Mytilus* oder

[1]) S. 367.

auch mit Pferdeherz gefüttert. Die Tiere, die wir längere Zeit im Aquarium gehalten und gut ernährt hatten, unterschieden sich dann von denen, die wir aus dem Meere bekamen, gewöhnlich dadurch, daß ihre Tentakel an der Spitze breit waren, während die neu angekommenen Tiere dünne Tentakelspitzen aufwiesen. Die Fleischstücke wurden auf die Mundscheibe gelegt. Das Tier griff aber nicht mit den Fangarmen zu, um die Stücke in den Mund zu befördern, sondern einzelne Tentakel neigten sich nur leicht über das Stück, um es zu betasten oder die Fäden aus den Nesselkapseln loszuschießen. Es war ein starker Wasserstrom, besonders in der Schlundrinne bemerkbar, durch den das Stück langsam in die Tiefe befördert wurde. Von Zeit zu Zeit stießen die Tiere abgerundete Schleimballen durch den Ösophagus aus, die wahrscheinlich die unverdaulichen Nahrungsreste enthielten. Wurde ein Tier kurz nach der Nahrungsaufnahme stark gereizt, so gab es die Fleischstücke wieder von sich.

Der Nahrungsumtrieb ist bei *Actinoloba dianthus* wegen der Halbdurchsichtigkeit des Mauerblattes gut zu beobachten. Zu diesem Zwecke wurden die Tiere schräg von unten stark durchlichtet. Die Richtung, die der Umtriebsstrom einschlug, ließ sich deutlich an der Wanderung kleiner Partikel erkennen, die er mit sich fortriß. Es wurde beobachtet, daß ein Wasserstrom durch die Siphonoglyphe in das Tier eintrat. Dann wandte er sich nach dem Mauerblatte hin und stieg an dessen Wänden in die Höhe bis zum Rande der Mundscheibe. Hier trat er in die Tentakel hinein, durchfloß diese bis zur Spitze und kam wieder zurück. Er ging dann unter der Mundscheibe weg nach dem Ösophagus zu, wobei kleine Abweichungen nach der Siphonoglyphe hin beobachtet wurden. An der Wand des Ösophagus entlang stieg er wieder nach unten.

Bei einem horizontal stehenden Tentakel bewegte sich der Strom in dem nach unten gekehrten Teile nach der Spitze hin und im oberen Teile wieder zurück. Oft wurden kleine Nahrungspartikel durch den unteren Strom in den Tentakel hineingetragen, liefen dann bis zur Spitze, wendeten dort um und gingen in dem oberen Strome wieder nach der Mundscheibe zurück. Durch ihre Schwere sanken sie und kamen wieder in den unteren Strom. So wurden sie mehrere Male in dem Tentakel hin und her befördert. Noch interessanter waren die Wirkungen des doppelten Stromes, wenn ein kleiner Teil einer Akontie in den Tentakel verschlagen wurde. Hatte sich dieses Stück ringförmig aufgerollt, so lag der untere Teil des Ringes in

dem Strome, der nach der Tentakelspitze hinstrebte, der obere Teil dagegen in dem, der von der Tentakelspitze zurückkehrte. Der untere Teil der Akontie wurde infolgedessen nach vorn gedrängt, der obere nach der Basis des Tentakels. So entstand ein Rotieren des Ringes um seine horizontale Achse, das oft längere Zeit beobachtet werden konnte.

Über die Reaktion des Tieres auf Nahrung und andere Körper, sowie über die dabei auftretenden Ermüdungserscheinungen hat PARKER[1]) gearbeitet.

Actinoloba dianthus gehört unter die Sagartidae, die sich besonders durch den Besitz von Akontien auszeichnen[2]). Trotz verschiedener Einwände rechnet man diese Gruppe unter die Hexaktinien, wiewohl eine Sechsstrahligkeit verhältnismäßig selten ist. Wir finden neben dieser auch 4-, 5-, 7- und mehrstrahlige Formen. Die in den letzten Jahrzehnten angestellten Untersuchungen haben ergeben, daß diese Eigentümlichkeit durch die ungeschlechtliche Vermehrung bedingt ist. Die Einordnung steht bis heute noch nicht vollständig sicher, weil man die geschlechtlich erzeugten Tiere nicht bestimmt von den übrigen unterscheiden kann. Man nimmt an, daß die regelmäßig sechsstrahligen Formen mit zwei Schlundrinnen die geschlechtlich erzeugte Generation vorstellen[3]). Die Entwicklung ist hier nur bis zum Planulastadium verfolgt worden[4]).

Unter den *Actinoloba-* (*Metridium-*) Arten gibt es besonders drei, die einander sehr nahe stehen. Das ist zunächst unsere Aktinie *Actinoloba dianthus*, die ihre Heimat in der Nordsee hat, dann *Metridium marginatum*, das den amerikanischen Küsten des Atlantischen Ozeans angehört[5]), und zuletzt *Metridium fimbriatum* in den kalifornischen Meeren. In dieser Arbeit habe ich mich den Annahmen VERRILLS und TORREYS angeschlossen, die alle drei als identisch [practically identical: TORREY[6])] erklären und annehmen, daß diese drei Spezies ohne Zweifel allein wegen ihrer weiten geographischen Separation unterschieden worden sind[7]). Dazu glaubte ich berech-

---

[1]) March 1896.

[2]) Vgl. CARLGREN, 1893, S. 86.

[3]) Siehe HAHN, 1905. Vgl. dag. TORREY, 1902. HAMMATT (durch Regeneration entstandene Junge von *Metr. marginatum* unterscheiden sich durch ihre bräunliche Farbe von den durchscheinenden Jungen, die vom Ei aus entwickelt sind).

[4]) Vgl. McMURRICH, On the development of the Hexactiniae. 1891.

[5]) Vgl. McMURRICH, Report on the Actiniae ... Albatross 1887/88.

[6]) 1898, S. 1.

[7]) Vgl. auch CARLGREN, 1904, Studien usw. S. 3.

tigt zu sein, weil sich die Vorgänge, die für *Metridium marginatum* und *M. fimbriatum* festgestellt worden sind, fast ohne Ausnahme auch auf *M. dianthus* übertragen lassen. Ich bin mir dabei wohl bewußt, daß die Autoren einige kleine Unterschiede zwischen den einzelnen Spezies festgestellt haben, glaube aber, daß diese Differenzen kein Hindernis bilden werden, die drei dennoch als eine Spezies anzunehmen. So macht PARKER[1]) darauf aufmerksam, daß bei doppelten Exemplaren von *Metridium marginatum* jeder der zwei Teile ungefähr von derselben Größe ist, so daß man von einer äqualen Teilung reden kann. Bei *Metridium fimbriatum* findet dagegen TORREY eine Teilung, die mehr unäqual, als äqual ist. Diese kleinen Verschiedenheiten sind aber kein Beweis für die Ungleichheit der Spezies. Die Untersuchungen, die in der Abhandlung über die Doppeltiere niedergelegt sind, werden diese Behauptung stützen.

Bei der Präparation der Tiere kam die TULLBERGsche Methode in Anwendung. Die Polypen wurden erst mit Magnesiumsulfat betäubt, dann durch Zusatz von stark verdünnter Chromessigsäure fixiert und in Paraffin eingebettet. Hierbei fiel auf, daß der Schleim das Paraffin stark am Eindringen hinderte, so daß die Stücken und Tiere eine abnorm lange Zeit im Paraffin bleiben mußten. Die Schnitte wurden mit dem Mikrotom hergestellt und mit Hämalaun und Boraxkarmin gefärbt.

2. Bildung des Ösophagus bei regenerierenden Lazerationsstücken von Actinoloba dianthus.

In der Aktinienliteratur der letzten Jahre ist ein Problem wieder aufgetaucht, das schon längst gelöst schien. Es handelt sich um die Frage, wie der Ösophagus bei Lazerationsstücken angelegt werde, ob er entodermaler oder ektodermaler Abstammung sei. In der Zeit, als die Keimblättertheorie fast unumschränkte Geltung hatte, galt es für ausgemacht, daß das Schlundrohr durch eine Einstülpung vom Ektoderm aus entstehen muß. Diesen Standpunkt vertritt auch ANDRES in seiner bekannten Arbeit: Intorno alla scissiparità delle attinie. Er beschreibt die Entstehung des Ösophagus etwa so[2]): Das Fußscheibenstück, aus dem ein junges Tier entstehen soll, wird nicht abgeschnürt, sondern abgerissen. Diese Abreißung bezeichnet er mit dem viel angewendeten Namen Scissiparità. An der Ab-

[1]) 1899, S. 50.
[2]) S. 143.

trennungsstelle entsteht eine klaffende Wunde, die zum Teil verheilt, zum Teil jedoch offen bleibt. Die Ränder des Mauerblattes und der Fußscheibe haben hier das Bestreben, sich nach innen einzurollen. — Bis jetzt lag die Wundöffnung an der Seite des Stückes, dem Muttertiere zugekehrt. Durch einen Wachstumsvorgang wird aber diese Öffnung immer höher gehoben, bis sie endlich an der Spitze steht. Mittlerweile wurden ihre Ränder noch weiter in den Körperhohlraum hineingestülpt, so daß sie den Ösophagus bilden. Nach dieser Annahme wäre die Schlundrohröffnung weiter nichts, als die ursprüngliche Wundöffnung des Lazerationsstückes. Da sich die Mauerblattränder nach innen geschlagen haben, so muß das Schlundrohr im inneren Teile von Ektoderm ausgekleidet sein, während die nach dem Körperhohlraum gelegene Seite aus Entoderm besteht. Zwischen beiden liegt die Mesoglöa, welche die Stützschicht bildet. Andere Autoren stellen sich auf den gleichen Standpunkt[1]).

Die Annahme, daß die Auskleidung des Ösophagus ektodermaler Abstammung sei, stand auch deswegen fest, weil sie mit der Schlundrohrentwicklung bei geschlechtlich erzeugten Tieren sich im Einklang befand[2]). Nur für die geschlechtlich erzeugte Generation von *Actinoloba dianthus* und wenige andere ist dieses Stadium noch nicht erforscht.

Im Jahre 1902 veröffentlichte Annah Putnam Hazen eine bemerkenswerte Abhandlung über: The Regeneration of an Oesophagus in the Anemone *Sagartia luciae*, die den landläufigen Ansichten über die Ösophagusbildung entgegensteht. Hazen belegt die Ergebnisse ihrer Untersuchung mit einer Reihe von Zeichnungen, die aus Schnittserien von regenerierenden Stücken genommen sind. Danach vollzieht sich die Bildung des Schlundrohres in folgender Weise: Nachdem das Stück abgerissen ist, verlöten sich die Ränder, und die Wunde verwächst vollständig. Nach einiger Zeit treibt die mesodermale Schicht eine Ausstülpung nach dem Gastralraume in der Form eines Hohlzylinders. Dieser schiebt zugleich das Entoderm vor sich her. Das Ektoderm dagegen bleibt völlig in Ruhe und zeigt keine bemerkenswerte Faltung. Bei Längsschnitten erhalten wir dann folgendes Bild: Das auf der Höhe der Körperwand liegende Ektoderm ist völlig glatt. Darunter liegt das Mesoderm, das ebenfalls glatt verläuft. Aber an zwei Stellen verlängert es sich nach dem

[1]) Vgl. Moszkowski.

[2]) Vgl. McMurrich, On the development etc. 1891; Kowalewsky u. Marion; Wilson; die Einleitung bei Faurot; Appellöff, 1900.

Körperhohlraum, so daß dieses Gebilde auf dem Schnitte einer Wäscheklammer ähnlich sieht. Das Entoderm ist dann an diesen zwei Punkten durch das auswachsende Mesoderm nach unten gedrängt. Auskleidung wie Umkleidung des neugebildeten Ösophagus sind hier entodermal. — Das Schlundrohr ist in jüngeren Stadien nur angedeutet, vergrößert sich aber im Laufe der Entwicklung. Dann wird die über seinem Hohlraum liegende Wand immer dünner und bricht endlich durch. Somit tritt das Ektoderm nur bis an den Rand des Rohres heran, hier aber beginnt das Bereich des Entoderms.

Durch eine neuere Arbeit von Faurot gewinnen die Ansichten Hazens immer mehr an Boden. Dieser Autor macht es wahrscheinlich, daß bei der Ösophagusentwicklung von geschlechtlich erzeugten Tieren auch das Entoderm beteiligt ist. Das Schlundrohr ist hier nach der ventralen Seite der Planula hin verlagert und wird ventral von dem Mauerblatte, lateral von dem ersten Septenpaare begrenzt. Dorsal ist es vielfach offen. Sein Durchschnitt gleicht also einem Hufeisen. Die innere Auskleidung ist ekto-, die Umkleidung entodermal[1]. An gewissen Stellen wird das Schlundrohr geschlossen, indem das Entoderm über die schlitzförmige Öffnung hinwegwuchert. Ein Durchschnitt zeigt jetzt die Mesodermschicht noch in Hufeisenform. Die innere Schlundrohrschicht besteht ventralwärts aus Ektoderm, dorsalwärts dagegen aus Entoderm, und außen umschließt das Entoderm das Ganze. Diese Ergebnisse stimmen also mit den älteren Annahmen über die Schlundrohrbildung nicht überein, sondern nähern sich den Angaben Hazens.

Da Carlgren[2] auf Längsschnitten das Schlundrohr als eine wohlbegrenzte, obgleich nicht tiefe Einsenkung des Ektoderms — ohne Durchbruch nach dem Gastralraume — gefunden hat, kommt er zu dem Schlusse: Das Schlundrohr der Lazerationsstücke kann auf zweierlei Weise angelegt werden: 1) durch Bildung eines inneren meso- bzw. entodermalen Rohres im Gastralraume und sekundären Durchbruch der oberen, nicht gefalteten Körperwand; 2) durch Einstülpung und Durchbruch einer unteren Schlundrohröffnung. Über die herrschende Unklarheit auf diesem Gebiete kann die Rücksicht darauf, daß die Ergebnisse an verschiedenen Tierspezies aufgestellt wurden, nicht hinweghelfen.

---

[1] Vgl. S. 373.

[2] Studien usw., 1904, S. 18.

Die folgenden Beobachtungen wollen einen Beitrag zur Lösung der Frage liefern.

Den Ausgangspunkt für die Untersuchung mögen die Zeichnungen und Angaben von ANDRES bilden. Dieser Autor meint, daß die Wundöffnung des Lazerationsstückes nicht vollständig verheile, sondern, durch Wachstumserscheinungen in die Höhe gehoben, sich hier durch weitere Einstülpung der Mauerblattränder zum definitiven Schlundrohre ausbilde. Er stellt darum auf Tafel VII zwei Zeichnungen nebeneinander. Die eine rührt von einem Lazerationsstücke her, bei dem sich die Wunde noch nicht geschlossen hat. Die Wundränder haben sich aber genähert und einwärts gekrümmt. In der zweiten Zeichnung ist der weiter ausgebildete Ösophagus soweit in die Höhe gerückt, daß er fast die Spitze einnimmt. In bezug auf das Alter der beiden regenerierenden Stücke wird angegeben, daß das eine ungefähr 4 Tage, das andere etwa 18 Tage alt ist. Es liegt also eine Regenerationszeit von 2 Wochen dazwischen. In dieser Zeit kann mancherlei mit dem Stücke vorgegangen sein. Nach den Beschreibungen von *Sagartia luciae* durch HAZEN müssen wir wenigstens annehmen, daß ein Verwachsen der Mauerblatt- und Fußscheibenränder stattgefunden hat[1]).

Wir verfolgen jetzt ein vom Fußscheibenrande künstlich abgetrenntes Stück von seiner Abschneidung bis zum Entstehen der ersten Tentakel. Nachdem der Fuß des Tieres sich an eine Glasscheibe angeheftet und weit ausgebreitet hat, wird mit einem scharfen Messer ein ringförmiges Stück parallel zur Peripherie abgeschnitten und dieses durch Querschnitte in einzelne Stücke zerlegt. Die Oberfläche des Mauerblattfragmentes ist zunächst glatt, beginnt sich aber bald nach der Operation wellenförmig zu heben. Die Peripherie bleibt fest angeheftet, während sich die Fußscheibe von der Region des Schnittes etwas zurückzieht. Das Mauerblatt bildet hier eine kleine Wulst und senkt sich über die Wundstelle herab. Die Fußscheibe kommt ihr ein wenig entgegen. Die Akontien bewachen solange den Eingang, bis sich die Wunde geschlossen hat. Unterdes zieht sich das Stück ringförmig zusammen — soweit das geht. Durch diese Operation wird einesteils die Wundöffnung verkleinert, andernteils sind die quergestellten Septen um ein Zentrum geordnet worden. Betrachtet man das Stück nach einer Reihe von Tagen, so läßt sich in der Nähe der früheren Wundöffnung, dort, wo meist auch eine

[1]) Vgl. dagegen HAZEN, S. 593.

Neubildungszone angelegt wurde, eine kleine Spitze erkennen. Das ganze Gebilde sieht jetzt aus wie ein Kegel, dessen Spitze nach unten gezogen wurde. Nur in seltenen Fällen erreicht diese das Niveau der Fußscheibe, aber fast stets ist sie zur Seite geneigt. Fertigt man in diesem Stadium Längsschnitte, so darf die Spitze nicht auf der Höhe des Stückes gesucht werden. Durch Wachstum wird das distale Ende immer weiter in die Höhe gehoben, steht eine Zeitlang horizontal und richtet sich dann vollständig auf. Das Stück gleicht jetzt einem aufrechtstehenden Kegel. Ich habe Tiere gefunden, die das Zwölftentakelstadium bereits weit überschritten hatten, aber noch horizontal stehende Spitzen aufzeigten.

Wir kommen auf die Frage der Ösophagusbildung zurück. Einige Tausend Längsschnitte wurden zu diesem Zwecke durchgesehen. Sie waren so orientiert, daß die Schnittebene von der Neubildungszone nach der gegenüberliegenden Seite ging und so auch die über die Neubildungszone sich hinabneigende Spitze traf. Die Stücke waren in allen Altersstufen, von einigen Tagen bis zu 3 Wochen hinauf. Bei allen diesen Schnitten war keine Einstülpung des Mauerblattes zu sehen. Das Ektoderm lag im allgemeinen glatt über der Stützschicht. Viele Schnitte zeigten auch Verhältnisse, wie sie durch Hazen beschrieben sind. Von der Mesodermschicht gingen oftmals zwei zinkenförmige Auswüchse in den Körperhohlraum hinein. So entstand ein Gebilde, das, wie schon oben erwähnt, einer Wäscheklammer ähnlich sah. Innen wie außen war es von Entoderm überzogen. Eine andere Angabe Hazens, daß sich bei dem ausgebildeten Ösophagus noch deutlich die Schlundrohrauskleidung von dem außen hinzutretenden Ektoderm unterscheiden läßt und durch eine Übergangsschicht langsam in dieses überläuft, kann ich ebenfalls bestätigen. Es wurden Tiere geschnitten, die einen kleinen Tentakelkranz und infolgedessen auch das Schlundrohr ausgebildet hatten. Die Färbung geschah mit Boraxkarmin und Hämalaun. Indem mit dem Rot etwas überfärbt worden war, zeigte die Ektodermschicht einen Schein von Lila, während sich die innere Schlundrohrschicht deutlich abhob und intensiv blau gefärbt war. Die Übergangszone lag am oberen Rande des Schlundrohres. In drei Haupttatsachen stimmten die Lazerationsstücke von *Actinoloba* genau mit den durch Hazen beschriebenen von *Sagartia luciae* überein:

1) Es war kein Schlundrohr durch Einstülpung gebildet.

2) Klammerförmige Ausbuchtungen mit anliegendem Entoderm zeigten sich auf Längsschnitten.

3) Bei jungen Tieren mit ausgebildetem Schlundrohre hob sich die Schicht, die das Schlundrohr auskleidete, deutlich von dem Ektoderm der Mundscheibe ab.

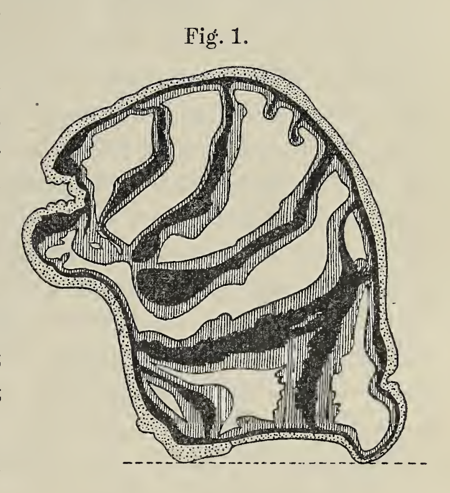
Bedenken kamen zunächst in bezug auf die Färbung. Von richtig gefärbten Querschnitten war ich gewöhnt, daß eine dreifache Färbung zustande kam. Das Ektoderm färbte sich blau, die Stützlamelle rot und das Entoderm lila. Bei den erwähnten Schnitten war mit Rot überfärbt worden. Da war das Ektoderm etwas lila, das Entoderm ging infolgedessen noch einen Schein mehr in das Rot hinüber, aber — die innere Auskleidung des Schlundrohres war intensiv blau, dokumentierte sich durch ihre Färbung also weder als Entoderm noch als Ektoderm.

Dann aber das schwerste Bedenken: Stellt man sich vor, daß das Mesoderm in der Form eines Hohlzylinders in den Gastralraum hineinwächst, so muß bei einem Schnitte, der durch die Mitte des Rohres gelegt ist, die Gestalt einer zweizinkigen Gabel, bzw. die Form einer Klammer zum Vorschein kommen. Das war auf unsern Bildern der Fall. Geht man in der Schnittserie weiter, so müssen — da die Einstülpung ein Rohr darstellt — die beiden Zinken immer näher aufeinander rücken, bis sie zuletzt miteinander verschmelzen und dann verschwinden. Dieser Vorgang soll nach beiden Seiten hin der gleiche sein. Das aus der Überlegung entstandene Resultat stand aber im Widerspruch mit der Wirklichkeit. Die Zinken näherten sich gewöhnlich nicht, sondern zeigten oft das Bestreben, noch weiter auseinander zu gehen oder im Mauerblatte zu verschwinden. Von einem eingestülpten Rohre kann dann nicht geredet werden. Es sind zwei aus dem Mauerblatte hervorragende Streifen, die sich gewöhnlich eine längere Strecke hindurch verfolgen lassen. An einigen Schnitten verlängern sie sich und entpuppen sich als ein Septenpaar, das unter dem Mauerblatte hinstreicht. Das war auch der erste Eindruck, als mir die Zeichnungen von Hazen zu Gesichte kamen. Die beiden hervorgestülpten Spitzen des Mesoderms und Entoderms bilden also nicht den Durchschnitt durch das entstehende Schlundrohr, und wir sind daher nicht gezwungen, eine entodermale Auskleidung des Ösophagus anzunehmen. Die Schnitte zeigten aber, daß die Wunde vollständig geschlossen wird. Wir stimmen in diesem Punkte den Angaben Hazens zu.

Bei der Durchsicht der Schnitte von älteren Lazerationsstücken war manchmal aufgefallen, daß das Ektoderm, welches sonst den Körper glatt überzog, an einzelnen Stellen sich wellenförmig erhob

und senkte. Diese Partien färbten sich intensiver blau. Es wurden jetzt Schnittserien von solchen Stücken angefertigt, die schon einige Tentakel hatten oder die — nach den Nachbarstücken zu urteilen — bald den ersten Tentakel ausstülpen sollten. So ergaben sich Bilder wie das, welches in Fig. 1 dargestellt ist. Das Ektoderm ist nicht vollständig glatt, sondern hat Falten und zeigt von der Stelle an, wo diese beginnen, auch eine intensiv blaue Färbung. Zugleich läßt sich beobachten, daß in der Region der Ektodermfaltung eine Einsenkung Platz greift. Die blaue Farbe hat sich in langovalen und nahe beieinander stehenden Körpern aufgestapelt. Das sind Drüsenzellen, die gerade hier in großer Zahl neu gebildet werden.

Fig. 1.



Wir sehen also, daß innerhalb des glatt liegenden Ektoderms, an der ehemaligen und jetzt geschlossenen Wundstelle, fast unvermittelt eine Zone starken Wachstums auftritt, die zunächst eine starke Wellung des Ektoderms bewirkt. Wenn diese nicht mehr ausreicht, um für das neugebildete Gewebe Platz zu schaffen, so drängt die Schicht nach innen und bildet zunächst eine grubenförmige Einsenkung, die sich vertieft (Fig. 1), dann ein Rohr, das unten noch geschlossen ist, bis es in einer späteren Periode durchbricht, und der Ösophagus ist gebildet. Seine Auskleidung muß dann dem Ektoderm zugerechnet werden.

Wenn wir das Gesagte überblicken, so wird uns erklärlich, inwiefern es einigermaßen Schwierigkeiten machte, die Schlundrohreinstülpung zu beobachten. Zunächst ist das regenerierende Stück beschäftigt, die durch das Abreißen erhaltenen Wunden wieder zu heilen. Dann ist es nötig, die Septen um ein Zentrum zu ordnen, eine Neubildungszone anzulegen und eine Spitze zu bilden. Es ist darum begreiflich, daß die Schlundrohreinstülpung sehr weit hinausgeschoben wird. Sie geschieht erst kurz bevor die ersten Tentakel erscheinen. Es ist möglich, daß in manchen Fällen die Einstülpung noch im Gange ist, wenn die ersten Tentakel auftreten. Der Vorgang scheint nur wenige Tage in Anspruch zu nehmen, während die

Ausbildung bis zu diesem Stadium nach meinen Beobachtungen über einen Zeitraum von 2—5 Wochen sich ausdehnen kann[1]). Welche Faktoren für die Dauer maßgebend sind, ist noch nicht mit Bestimmtheit zu sagen. Sicher spielt die Größe des Stückes eine wichtige Rolle. Es kann aber auch sein, daß die Art des Abreißens, vielleicht auch Temperaturunterschiede, den Rhythmus der Regeneration beeinflussen können.

Wenn ich mit einigen Worten noch auf die erwähnte Abhandlung Faurots zurückkommen darf, so möchte ich die Anfrage stellen, ob das ein Schlundrohr ist, was Faurot als ein solches bezeichnet. Ich kann in den Seitenwänden, die mit der ventralen Körperwand das Schlundrohr bilden sollen, weiter nichts sehen, als die beiden zuerst erscheinenden, in ihrem unteren Teile vielleicht gespaltenen Septen[2]). Macht man diese Annahme, dann ergibt sich von selbst, daß dorsal das Binnenfach eine Öffnung haben muß. Nun kann es vorkommen, daß sich die Septen mit ihren freien Enden nähern, so daß die Entodermschichten sich berühren. Hier fließt dann Entoderm mit Entoderm zusammen und schließt das Binnenfach dorsal ab. Es bleibt noch die Frage, wie das Ektoderm in das Binnenfach hineingekommen sein soll. Hier muß ich annehmen, daß das vermeintliche Ektoderm gar kein solches ist, sondern daß auch dieses Binnenfach eine Entodermauskleidung hat. Nach meinen Erfahrungen können Färbemethoden auf verschiedene Stellen einer einzigen Schicht verschieden einwirken, so daß eine Verwechslung leicht ist. Ob hier verschiedene Verteilung und Differenzierung der Schleimzellen oder auch das Alter des Gewebes in Betracht gezogen werden müssen, lasse ich dahingestellt. Es soll hier über die Deutung durch Faurot kein endgültiges Urteil gefällt, sondern nur auf die offene Frage hingewiesen werden.

3. Die Entwicklung natürlicher Lazerationsstücke.

In verschiedenen Arbeiten, die sich mit *Actinoloba dianthus* befassen, wird bemerkt, daß diese Spezies sich durch ihr herdenweises Auftreten auszeichne. Die Tiere sitzen an Pfählen, an Steinen oder

---

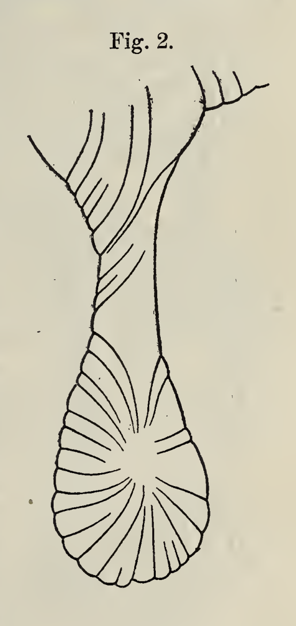
[1]) Carlgren stellt an *Sagartia viduata* fest, daß das Auftreten der Tentakel im besten Falle in einer Woche geschehen kann (1904, Studien usw. S. 14).

Das von Hazen auf Taf. XXXI Fig. 5 abgebildete Individuum von *Sagartia luciae* verfügt über Ösophagus und Tentakel, hat aber nur 3 Tage regeneriert.

[2]) Vgl. dazu Hazen, 1902: Neue Mesenterien regenerieren »as infoldings« der Mesoglöa und des Entoderms (S. 597).

Muschelschalen in großer Anzahl nahe beieinander. Den Eindruck erhält man schon von einem Seeaquarium, wo sich oft mehrere Tiere in den Platz auf einer Schnecken- oder Muschelschale teilen. Es kommt dann vor, daß sich ihre Fußscheiben übereinander legen und fest aneinander haften, wenn auch keine direkte Verbindung zwischen ihnen zustande kommt, wie ein Autor[1]) meinte. Häufiger als Gruppen von großen Tieren treten solche auf, die aus einem oder mehreren größeren und vielen um sie gelagerten kleinen Individuen bestehen. Tragen die größeren von ihnen verschiedene Färbung, so kann man auch die kleineren in verschiedenfarbige Gruppen teilen. Diese sitzen manchmal so in einer Einbuchtung, die von der Fußscheibe des Muttertieres gebildet wird, daß es einer genauen Prüfung bedarf, wenn man erfahren will, ob die beiden Fußscheiben miteinander verwachsen sind. Zu Zeiten finden sich kleine Tiere, die durch einen Strang mit dem Muttertiere in Verbindung stehen (Fig. 2). Dieser strahlt von der großen Aktinie meist radial aus und führt wie ein Gewölbegang zu der kleinen, welche schon mehrere Tentakel tragen kann. Sie ist aber meist noch auf einer früheren Entwicklungsstufe. Da der Verbindungsstrang in der Richtung des Radius aus der Fußscheibe des größeren Tieres heraustritt, so liegt der Gedanke nahe, daß er die Verlängerung eines Interseptal- oder Septalraumes sei. In seinem Ende hätte er sich dann knopfförmig verdickt, und hier wäre eine vollständige Neubildung mit radialer Gruppierung der Septen eingetreten. Die weitere Untersuchung hat aber gelehrt, daß diese Annahme nicht richtig ist. Es treten nämlich in dem Verbindungsstrange eine Anzahl Septen auf, die ihn nicht der Länge nach durchsetzen, sondern quer, oder genauer gesagt: diagonal gerichtet sind. Betrachtet man den Strang als einen Zufuhrgang für Nahrungsstoffe, so muß einleuchten, daß diese diagonal gestellten Wände der Nahrungszufuhr große Hindernisse in den Weg stellen oder sie vollständig unmöglich machen. Die Frage nach der Bedeutung der Stränge ist nur zu lösen, wenn die frühere Entwicklung des kleinen Tieres verfolgt wird.

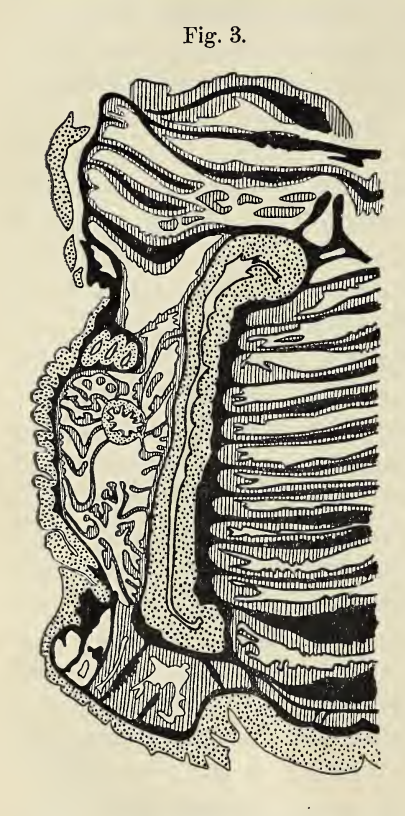
Fig. 2.



[1]) JOHNSTON S. 217.

Einen wichtigen Hinweis bot ein anscheinend abnormal ausgebildetes Tier, das in der oben erwähnten Weise in einer Einbuchtung der Fußscheibe des Muttertieres stand, aber an zwei Stellen mit ihm verbunden war. Von unten gesehen bildete es einen Teil eines Kreisringes, der auf beiden Seiten in die Fußscheibe des großen Tieres einmündete. Das kleine Tier hatte etwa 20 Tentakel entwickelt. Die Siphonoglyphe lag auf der inneren Seite, das ist dort, wo der Spalt zwischen Mutter- und Tochtertier aufgetreten war. Wie die Verbindung der beiden Individuen aussah, das konnten nur Querschnitte zeigen. Diese wurden zunächst aus der oberen Region genommen. Man sieht hier eine Bucht in der Fußscheibe des Mutterpolypen. Darin liegt das Tochtertier. Es fällt auf, daß das Mauerblatt des alten eine ungeheuere Dicke im Verhältnis zum Mauerblatt des kleinen Tieres aufweist. Auch die Septen der Mutter sind Riesen gegenüber denen der Tochter. Fast in der Mitte, etwas nach dem Muttertiere hingerückt, liegt das Schlundrohr. Das Richtungsseptenpaar wurde in der Neubildungszone der Rißwunde angelegt, liegt also ebenfalls auf der dem Muttertiere zugekehrten Seite. Beiderseits folgt dann je eine Septe, deren Muskelfahne von der Richtungsebene abgekehrt ist. In dem einen Zwischenfache ist schon ein kleines Septenpaar entstanden. Bemerkenswert ist noch eine von den übrigen Septen, die sich quer durch das Tier hindurch zieht. Sie scheint ein zweites, aber noch nicht deutlich differenziertes Richtungsseptenpaar von dem übrigen Körperraume abzuschließen. — In der Höhe erscheint das junge Tier vollständig von dem Muttertiere getrennt. Legt man die Schnitte tiefer, so tritt der kleine Polyp auf beiden Seiten mit dem großen in Verbindung. Innerhalb der Verbindungsstränge liegt ein klaffender Spalt, der

Fig. 3.

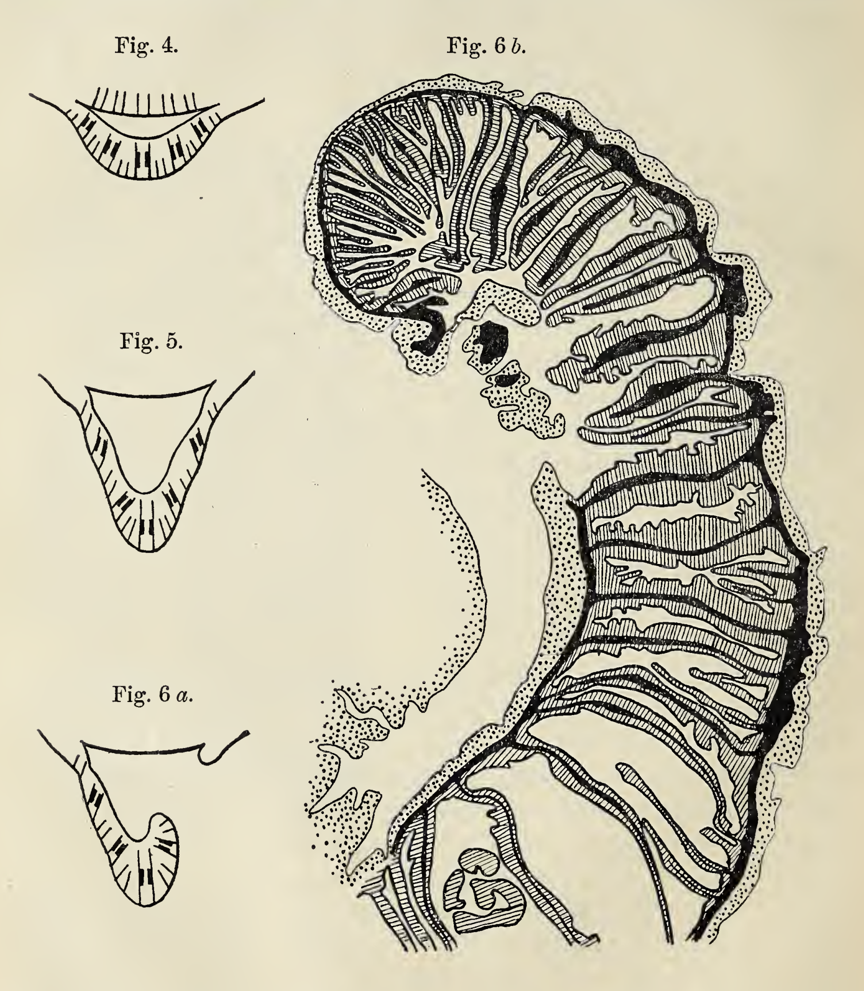


von dem Mauerblatte des Muttertieres einerseits und von dem Mauerblatte des Tochtertieres anderseits gebildet wird. In dieser Schnittlage ist das Tochtertier nicht mehr rund, sondern langgezogen und mündet beiderseits in das Muttertier (Fig. 3). Beachtenswert sind die Septen. Sie treten nur aus den beiden gegenüberliegenden Längsseiten hervor und strahlen zunächst aufeinander zu. Dann erst wenden sie sich nach dem Schlundrohre, das im Zentrum liegt. Bliebe diese Hinwendung nach der Mitte aus, so wären die Septen des kleinen Tieres weiter nichts, als Fortsetzungen von den Septen des großen. Noch deutlicher wird das Bild bei Schnitten, die nahe der Fußscheibe durch das junge Individuum geführt sind. Hier tritt die ursprüngliche Septenrichtung noch mehr hervor. Von der Peripherie strahlen diese in radialer Richtung nach dem Zentrum des Muttertieres hin. Sie heften sich aber nicht an die innere Wand an, sondern von dieser Seite kommen ihnen einige kleine Septen entgegen. — In dem beschriebenen Zusammenhange der beiden Tiere haben wir scheinbar ein abnormes Verhalten vor uns. Es zeigt uns aber den typischen Weg, auf dem die ungeschlechtliche Vermehrung erfolgt.

Soweit ich sehe, setzte die Beobachtung dieser Entwicklung immer in einem Stadium ein, das nicht als Anfangsstadium betrachtet werden kann. Der Grund ist leicht einzusehen. Dieser erste Vorgang erstreckt sich meist nur über eine kurze Zeit, vielfach nur über den Bruchteil einer Stunde. Er soll jetzt kurz beschrieben werden.

Bei Tieren, die im Begriffe sind, ein neues Tier auf ungeschlechtlichem Wege hervorzubringen, tritt zunächst ein Riß auf, der in einer kleinen Entfernung von der Peripherie der Fußscheibe liegt. Er greift durch vom Mauerblatte bis hinab zur Fußscheibe. Wir haben jetzt das bekannte und oben beschriebene Bild vor uns: ein Kreisringstück ist von dem äußeren Fußscheibenteile abgetrennt. Auf beiden Seiten steht es noch mit dem Muttertiere in Verbindung (Fig. 4). Durch den Spalt sind die äußersten und untersten Teile einiger Septen abgetrennt worden. Sie haben noch ihre ursprüngliche radiale Lage. Das große Tier beginnt nun, sich in entgegengesetzter Richtung zu bewegen. Da der abgetrennte Fußscheibenteil fest an der Unterlage verankert ist, so treten Spannungserscheinungen auf. Die beiden Verbindungsstränge zwischen Mutter- und Tochtertier dehnen sich und bilden ein Triangel, in dessen äußerer Ecke der festgeheftete Fußscheibenteil liegt (Fig. 5). Da er nicht gedehnt wird, wie der Strang, so erscheint er als knopfförmige Verdickung.

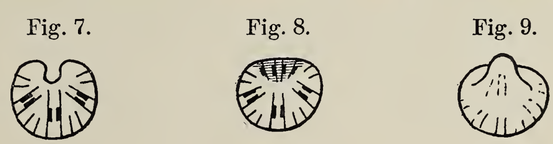
Von Minute zu Minute wird der Zug größer. Die Stränge verdünnen sich immer mehr, bis der schwächste in der Mitte zerreißt. Die eine Hälfte wird nach dem Muttertiere zurückgezogen, die andere Hälfte bewegt sich auf die knopfförmige Verdickung zu. So kommt ein Haken zustande, dessen Stiel von dem einen ausgezogenen und nicht



zerrissenen Strange gebildet wird (Fig. 6). Die Mitte des Hakens enthält die nicht gedehnte Masse des Lazerationsstückes; die Spitze ist von der einen Hälfte des zerrissenen Stranges gebildet. Derartige hakenförmige, gleichsam aus dem Muttertiere herauswachsende Lazerationsstücke wurden mehrfach beobachtet. Man muß aber bedenken, daß sie nicht das erste Stadium darstellen, sondern schon einen be-

stimmten Entwicklungsweg hinter sich haben. Die Weiterentwicklung des Fragments, das auf der einen Seite mit dem Muttertiere in Verbindung steht, gestaltet sich nun ähnlich der Entwicklung eines von der Fußscheibe abgeschnittenen Stückes. Es beginnt sich zu rollen. Der Haken wird enger, aber zugleich vermindert sich auch der in seinem Zentrum liegende Raum. Das geht soweit, bis das Stück seine hakenförmige Gestalt verliert und einer halben Kreisfläche gleicht, die durch einen Stiel mit dem großen Tiere verbunden ist. Die Ausfüllung des Hakens geschieht durch Anlage einer Neubildungszone (Fig. 8), die in der Regel ein Richtungsseptenpaar entwickelt. Dieses kommt infolgedessen auf die Seite zu liegen, die dem Muttertiere zugewendet ist. Dann bildet sich bei dem Lazerationsstücke immer mehr eine Spitze heraus, die sich in der bekannten Weise über die Neubildungszone hinwegneigt (Fig. 9). In dem soeben beschriebenen Gebilde haben wir ein regenerierendes Stück vor uns, das in demselben Entwicklungsstadium steht, wie das am Eingange

Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9.



dieses Abschnittes erwähnte (Fig. 2). Seine Entstehung war also anders, als wir zunächst vermuteten.

Überblicken wir noch einmal den Entwicklungsgang und achten auf den Verlauf der Septen, so sehen wir am Anfange die Septen des Muttertieres, wie auch die des Tochterindividuums nach dem Zentrum des großen Tieres hin strahlen. Dann entsteht durch Dehnung ein triangelförmiges Gebilde. Die abgetrennten Septenstücke reichen auch jetzt noch von der Peripherie einerseits bis zu dem Risse anderseits. Sie durchsetzen also quer den Strang, durch dessen Spannung sie etwas in diagonaler Richtung verschoben werden. Reißt nun einer von diesen Strängen, so entsteht ein Haken, dessen Scheidewände zunächst einem Zentrum zustreben, das außerhalb des Stückes liegt. Indem dieses hakenförmige Gebilde sich einrollt und ausgefüllt wird, rückt das Zentrum immer weiter in das Stück hinein.

Zu der Zeit, in der Ösophagus und Tentakel gebildet werden, können die übrigen Teile in einem sehr verschiedenen Entwicklungsstadium stehen:

1) Das Lazerationsstück kann auf zwei Seiten mit dem Muttertiere verbunden sein (Fig. 3).

2) Es kann sich ein Strang gelöst haben, so daß die Verbindung nur auf der einen Seite erhalten ist (Fig. 2); es kann

3) aber auch noch dieser eine Verbindungsstrang gerissen sein. Dann steht das sich regenerierende Stück selbständig neben dem Muttertiere (Fig. 7—9).

Der erste Fall ist sehr selten, der letzte kommt am häufigsten vor. Diese Verschiedenheit ist die Ursache mancher irrtümlichen Auffassung gewesen.

Die Haupttatsachen der ganzen Entwicklung mit Ausnahme der Anfangsstadien und einiger späterer Bildungsprozesse wurden schon von dem bekannten Dicquemare festgestellt [1]. Er sah die Querstellung der Septen in dem abgerissenen Stücke, er beobachtete, wie sich das Stück einrollt, wie die Septen sich konzentrisch ordnen und das neue Tier sich herausbildet. Für seine Zeit war es aber unerhört, daß sich aus einem abgerissenen Stücke eines Tieres ein neues, vollständiges Tier bilden kann, ohne daß Befruchtung und Eibildung dabei beteiligt sind. Der Gedanke war so neu, daß ihn auch Dicquemare trotz seiner scharfen Beobachtung nicht fassen wollte, und es ist interessant, zu sehen, durch welche Windungen und philosophische Überlegungen er aus diesem Dilemma herauszukommen suchte. Er vermutet in dem Lazerationsstücke Knospen, die sich entfalten und zum neuen Tiere werden, aber er findet keine. Da meint er, sie seien zu klein, um sichtbar zu werden. Als er ein Lazerationsstück sich noch einmal durch eine Einschnürung zerteilen sieht, da ist bei ihm gleich der Gedanke da, daß in dem Stücke zwei Knospen gelegen hätten. Seine philosophische Phantasie schreitet noch weiter. Er sieht die Schleimhäute, die von dem Stücke abgeschieden werden und meint, daß sie die sterblichen Überreste eines Gebildes seien, in dem die junge Aktinie ihre Entstehung nimmt, wie etwa der Schmetterling in der Puppe. Heutzutage werden wir nicht mehr seinen Annahmen zustimmen. Wir müssen aber unumwunden seine scharfe Beobachtungsgabe anerkennen. Die späteren Autoren fügten diesem von Dicquemare erforschten Entwicklungsgange nur weniges bei.

Aus der neuesten Literatur greife ich eine Arbeit von Hammatt über Reproduction of *Metridium marginatum* by fragmental fission 1906 heraus, weil ihr in vielen Punkten widersprochen werden muß. Hammatt behandelt auch die Entstehung der jugendlichen Tiere. Aber

---

[1] Juillet 1776.

seine Beobachtungen zeigen ihm einen andern Entwicklungsweg. Nach ihm bildet sich zuerst in einer gewissen Höhe des Mauerblattes eine Einfaltung. Diese greift immer weiter nach unten und nach beiden Seiten hin, gleicht also schematisch einem Kegelschnitte, der parallel zur Höhe geführt wird. Die Einschnürung geht soweit, daß zuletzt in der Mitte der Basis ein dünner Verbindungsstrang zwischen Mutter- und Tochtertier bestehen bleibt. Das Ergebnis wäre also eine Form, ähnlich der, die wir am Anfange beschrieben haben (Fig. 2). Indem zuletzt der Verbindungsstrang durchgeschnürt wird, befreit sich die kleine Aktinie. Die Verhältnisse scheinen also hier viel einfacher zu liegen, als wir sie beschrieben haben. Gegen eine derartige Erklärung erheben sich aber schwere Bedenken. Nehmen wir an, die Einfaltung habe soweit von der Höhe nach beiden Seiten hinübergegriffen, daß sie hier die Peripherie der Fußscheibe erreicht hat! Nun soll sie fortschreiten! Da liegen im Stücke eine größere Menge von Septen, die an die Wand fest angewachsen sind. Zwei Fälle sind möglich:

1) Die Septen können durch die Einfaltung zusammengeschoben werden.

2) Die andere Möglichkeit wäre die, daß die Falten die Septen durchsetzten, also an gewissen Stellen auflösen. Dieser Ansicht scheint auch Hammatt zu sein. Einer solchen Erklärung stellen sich aber Schwierigkeiten in den Weg, die hier nicht erörtert werden sollen.

Wie der Autor zu seiner Theorie gekommen ist, können uns am besten seine Zeichnungen sagen. Ich bin weit entfernt, deren Richtigkeit anzuzweifeln, stehe aber in ihrer Deutung auf einem andern Standpunkte. Hammatt gibt zunächst Darstellungen von Schnitten durch Muttertiere mit den abgetrennten Tochterindividuen. Dort sehen wir Bilder, wie sie schon von uns beschrieben wurden. Die Septen stellen sich quer in dem langgestreckten Stücke und zeigen deutlich, daß sie Fortsetzungen von den Septen des Muttertieres sind. Interessant sind die Abbildungen, durch die Hammatt die Entstehung eines solchen abgelösten Stückes zeigen will. Da treten an zwei verschiedenen Stellen der Peripherie Einbuchtungen auf, die gegeneinander gerichtet sind. Hammatt meint nun, daß sich diese Einbuchtungen immer weiter vertiefen, bis sie einander begegnen und so das junge Tier abschnüren. Aber da hätten sie einen weiten Weg zu durchlaufen. Denkt man sich den Umfang des ganzen Tieres in fünf Teile zerlegt, so liegt zwischen den beiden Buchten eine

Strecke von etwa $^3/_5$ des Umfanges. Dann blieben nur $^2/_5$ der Peripherie, die nicht von dieser Durchschnürung getroffen würden. Dazu kommt noch ein anderes Kriterium. Hammatt sieht, wie sich nur eine Falte nach der Peripherie herabzieht und die andere noch fehlt. Er hofft, daß diese bald erscheinen werde. Ich glaube, daß diese Hoffnung nicht unbedingt Erfolg haben wird.

Meine Lösung ist die: Da, wo Hammatt zwei »Einfaltungen« gesehen hat, ist nicht nur ein Tier in Entwicklung begriffen, sondern es haben sich zwei Lazerationsstücke abzutrennen begonnen, von denen jedes eine gesonderte Aktinie bilden wird. Wo dieser Autor nur eine Einbuchtung bemerkt und auf das Erscheinen der andern wartet, da wird das Tier nur ein Lazerationsstück abtrennen, das sich ohne Hinzutreten einer zweiten Einbuchtung zu einem Tiere ausgestaltet. Es gibt Tatsachen, die scheinbar für Hammatt sprechen. Wäre das Tier abgerissen, wie wir behaupten, und nicht abgeschnürt, so dürfte an der Wundstelle kein Mauerblatt vorhanden sein, sondern die große, wie auch die kleine Aktinie müßten hier offene Wunden aufweisen. Das ist weder auf Hammatts Figuren, noch auf unsern Schnitten — wenige Ausnahmen abgerechnet — der Fall. Wer aber einmal Fußscheibenstücke von *Actinoloba* abgeschnitten hat, wird wissen, wie schnell sich die Schnittränder zusammenziehen. Das Mauerblatt biegt sich nach unten, die Fußscheibe nach oben. Nach verhältnismäßig kurzer Zeit ist die Verwachsung eingetreten. Von dem Austritt zahlreicher Akontien aus bestimmten Stellen des natürlichen Lazerationsstückes läßt sich aber entnehmen, daß hier eine Abreißung und keine Abschnürung stattgefunden hat.

Durch die Arbeit von Torrey über Observations on Monogenesis in *Metridium* 1898 ist noch eine andere Frage aufgetaucht. Dieser Autor bemüht sich, die einzelnen Vorgänge, durch die neue Aktinien entstehen können, aufzuzählen und unter gewisse Gesichtspunkte zu ordnen. Was die Fußscheibe betrifft, so finden wir hier zwei verschiedene Vorgänge verzeichnet. Der eine ist die Lazeration, der andere die sogenannte Pedalknospung. Diese beiden Vorgänge stellt Torrey unter zwei ganz verschiedene Kapitel. Die Lazeration behandelt er in dem dritten, das die Überschrift: »Basalfragmentation[1]« trägt. Die Pedalknospung dagegen stellt er mit der »Knospung in der Region des Ösophagus« zusammen und behandelt beide im vierten Kapitel[2]. Die Lazeration beschreibt er kurz so: Die Fußscheibe

[1] S. 352.
[2] S. 353.

heftet sich an, reißt durch Zusammenziehung los, rundet sich ab usw. Die Knospen dagegen stehen am Rande. In dem frühesten Stadium sind sie kleine, abgerundete Protuberanzen nahe der Fußscheibenkante. Sie lösen sich bei der Präparation oder auch von selbst sehr leicht ab. Es gibt unter ihnen auch solche, die schon Tentakel haben. Die Knospe hängt durch einen Isthmus von ungefähr ihrem Durchmesser mit dem Muttertier zusammen. Kein Tier zeigt die letzten Zeichen einer Abreißung. Die Basis der Knospe ist vollständig geschlossen, bevor die Trennung Platz greift[1]. — Nach diesen kurzen Andeutungen können wir uns schon ein Urteil bilden. Wenn wir die Stücke, die wir durchsprachen, rein äußerlich gruppieren wollten, so würden wir wohl auch zu einer derartigen Zweiteilung gelangen. Wir müßten unterscheiden:

1) solche Stücke, die sich von dem Muttertier ablösen und sich dann getrennt entwickeln, und

2) solche, die noch längere Zeit durch einen Verbindungsstrang (selten zwei) mit dem Muttertiere zusammenhängen, was sie aber nicht hindert, ihre Einrollung und weitere Entwicklung durchzumachen. Wir haben jedoch zugleich gesehen, daß dieser Unterschied ein mehr zufälliger ist, als daß man ihm prinzipielle Bedeutung beimessen könnte, und daß beiderlei Formen dieselbe Entstehung haben. Wir können also nicht eine Einordnung in zwei voneinander geschiedene Klassen befürworten, sondern müssen die »Pedalknospung« zu der Basalfragmentation in nähere Beziehung setzen, als zu der Knospung in der Ösophagusregion.

Wenn man den in diesem Kapitel dargestellten Entwicklungsgang der ungeschlechtlich entstehenden Tiere verfolgt, so tritt das überall in der Natur angewandte Bildungsprinzip hervor, mit dem geringsten Material- und Kraftaufwande ein lebensfähiges neues Individuum zu schaffen. Unsere jungen Aktinien übernehmen nicht nur einen Teil des Mauerblattes und der Fußscheibe vom Muttertier, sondern auch einen großen Bestand ihrer Septen. Wie diese um ein Zentrum geordnet werden, haben wir oben gesehen.

Am Schlusse wäre noch eine Bemerkung in bezug auf die Häufigkeit der Lazerationsstücke anzufügen. Verschiedene Autoren geben an, daß die Lazeration im Aquarium fast ganz aufhörte oder nur selten vorkam[2]. Ich kann das bestätigen, wiewohl fast zu jeder

[1] Vgl. PARKER, 1897, S. 270.

[2] Vgl. TORREY, 1898, S. 345, 353. Vgl. auch CARLGREN, 1904, Studien usw. S. 52.

Zeit hin und wieder eine *Actinoloba* bei der Abtrennung von Stücken angetroffen wurde. Die meisten Lazerationsstücke wurden stets beobachtet, wenn eine neue Sendung angekommen war. Die Tiere wurden uns in Körben zugesandt und waren zwischen Tang verpackt. Ob die Erschütterungen auf der Bahn, die fortgesetzten Reizungen durch den Tang und der Wassermangel eine solche Lazeration veranlaßt haben, oder ob schon der Prozeß im Meere begonnen war, läßt sich nicht mit Sicherheit sagen. Es müßten Versuche gemacht werden, ob sich durch Schütteln und fortgesetzte Reizwirkungen die Lazeration im positiven oder negativen Sinne beeinflussen läßt.

4. Über Tentakelentstehung bei Actinoloba dianthus.

Actinoloba dianthus erhält einen Teil ihres eigentümlichen Gepräges durch die Menge der Tentakel. Diese sind verhältnismäßig klein, stehen aber so dicht, daß es bei großen Exemplaren sehr schwer wird, ihre Anordnung genau festzustellen. Bei großen Tieren wird ihre Zahl auf etwa 1000 geschätzt. Es ist darum schwierig, die Wachstumsvorgänge, besonders die Einordnung der Tentakel in die verschiedenen Zyklen, genauer zu verfolgen. Ein Überblick über die Tentakelstellung wird einigermaßen möglich, wenn man weniger auf die augenblickliche Stellung achtet, als vielmehr auf gewisse Struktureigentümlichkeiten, die wieder bei *Actinoloba* nur sehr schwach ausgeprägt sind. Man kann nämlich gewisse Streifenzüge (hervorgerufen durch Septenanheftung) beobachten, die von der Mundöffnung über die Mundscheibe hinweg nach den beiden ersten Tentakelzyklen strahlen. Vor jedem Tentakel teilt sich ein solcher Streifen. Seine beiden Teile umgehen den Tentakel, um sich hinter ihm ein wenig zu nähern. Dann teilt sich wieder jeder einzelne Ast dichotom. Er umschließt den Tentakel des dritten Zyklus, und so geht die Verzweigung weiter, so daß diese Streifen einem Stamme gleichen, der sich in Äste und Zweige aufteilt. Im inneren Winkel jeder Verzweigung liegt jedesmal ein Tentakel. Gehen wir dieser Struktur nach, so kommt jeder Tentakel der folgenden Reihe auf eine Lücke der vorhergehenden zu stehen. Es wurden an verschiedenen Stellen auch Abweichungen von dieser Regel beobachtet. So erschien in einem Falle der Tentakel der zweiten Ordnung noch etwas weiter nach außen gerückt, als die Tentakel der dritten Ordnung. Auch bei den Tentakeln höherer Ordnung waren einige Abweichungen von der normalen Stellung zu erkennen. Wenn wir diese Abwei-

chungen als abnormal ausnehmen, so haben wir eine Tentakelanordnung vor uns, die sehr vielen Aktinien eigentümlich ist.

In grundlegender Weise wurde die Tentakelentstehung durch H. de Lacaze-Duthiers in seiner Arbeit Développement des Coralliaires 1872—1873 behandelt. Er stellt einen Unterschied zwischen der Entstehung der ersten zwölf und dem Erscheinen der folgenden Tentakel fest, indem sich die ersteren par couples anlegen, d. h. so, daß jedesmal einer auf der einen Hälfte einem andern auf der andern Hälfte wie ein Spiegelbild entspricht. Nach dem Zwölferstadium entstehen die Tentakeln par paires, d. h. so, daß jedesmal zwei unmittelbar nebeneinanderliegende Tentakeln zum Vorschein kommen. Sie drängen ihren Nachbar, der jetzt mit den letzten Zyklus bildete, zur Seite. Der mittlere von ihnen rückt auf der Mundscheibe etwas nach innen, wird größer und stärker und bildet mit den andern entsprechenden Tentakeln den vorletzten Zyklus. Seine beiden Nachbarn, der ältere sowohl wie auch der andere zuletzt entstandene, treten in den letzten Zyklus ein.

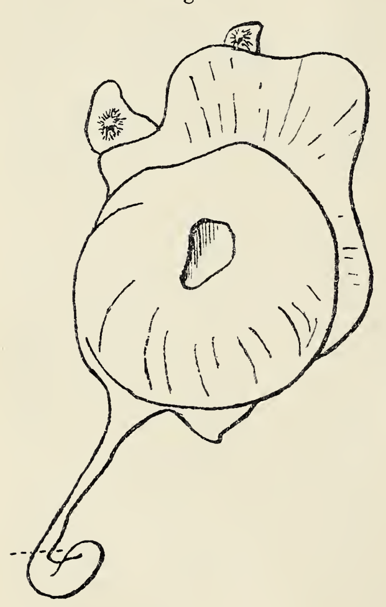
Die Entstehung der ersten zwölf Tentakel ist in den letzten Jahren in zusammenfassender Weise von Carlgren bearbeitet worden[1]. Er stellt einen durchgreifenden Unterschied zwischen geschlechtlich erzeugten und ungeschlechtlich erzeugten Tieren fest. Bei den zuerst genannten entstehen meist die ersten acht Tentakel gleichzeitig, während sich die nächsten vier kurz darauf hinzugesellen. Für unsere Beschreibung kommt diese Art der Tentakelentstehung nicht in Betracht, weil wir es mit Tieren zu tun haben, die aus Lazerationsstücken entstanden, mögen sie nun natürlich oder künstlich gewesen sein. Carlgren gibt auch hierüber einige grundlegende Angaben, die aber einer Erweiterung und Nachprüfung wert sind[2]. Er sagt, daß die ersten Tentakel zuerst über den ältesten Entocoelen oder Binnenfächern erscheinen. Dann kommen wohl der Reihe nach die Tentakel aus den kleineren Entocoelen zum Vorschein. Später tritt dann möglicherweise eine Verschiebung der Tentakel, besonders in der Neubildungszone, ein. Meist eilt der Tentakel des stärkeren Mittelentocoels durch rasches Wachstum den andern voraus. Später entstehen besonders in der Regenerationszone neue Tentakel, bisweilen einer, bisweilen mehrere zu gleicher Zeit, wohl ohne Regel. Der dem rasch wachsenden Mitteltentakel gegenüberliegende Rich-

[1] Zool. Anz. 3. Mai 1904.

[2] Vgl. Carlgren, Studien usw. 1904, S. 29.

tungstentakel nimmt in vielen Fällen vor allen andern auch an Größe zu[1]), so daß wir hier zwei Tentakel den andern im Wachstum vorauseilen sehen. Torrey und Mery machen einige Angaben über die Entstehung der Tentakel bei Regenerationsstücken von *Sagartia Davisi.* Nach ihren Untersuchungen stülpt sich der erste Tentakel über dem mittleren Septenpaare aus. Die beiden nächsten entstehen ihm zu jeder Seite, und zwar gleichzeitig. Dann erscheinen vier Tentakel nicht immer gleichzeitig, vielleicht in der Weise, daß sie sich rechts und links neben die beiden zuletzt entstandenen Tentakel stellen[2]).

Fig. 10.



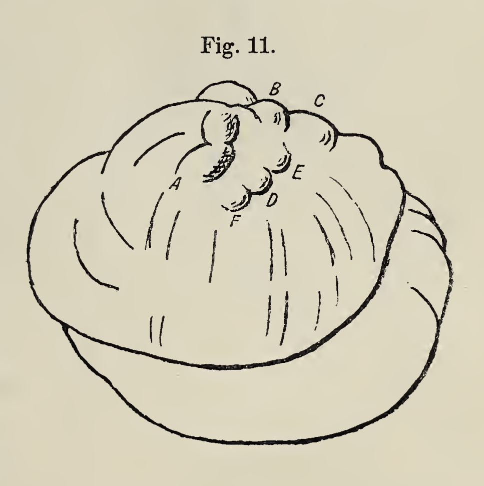
Ich habe zwei natürliche Lazerationsstücke auf die Entstehung ihrer Tentakel hin untersucht und mich bemüht, das gesehene in der Zeichnung festzuhalten. Das hatte seine bestimmten Schwierigkeiten, weil die Tentakel von *Actinoloba* in beständigem Hin- und Herschwanken und Ausstrecken bzw. Einziehen begriffen sind. Wenn Zweifel auftauchten, wurden die Tentakel mehrmals durchgemustert. Wie ich noch später zeigen werde, kann man in einigen Fällen etwas anderer Meinung sein, als ich bin. Ich werde auf diese Spezialfälle besonders hinweisen.

Auf der inneren Seite einer Muschelschale saß eine lachsrote Aktinie, deren Fuß ungefähr $3^1/_2$ cm im Durchmesser hatte. Von ihrer Basis ging ein langes hakenförmiges Gebilde aus, dessen Stiel ungefähr 2 cm lang war. Wiewohl das Lazerationsstück wenig durchsichtig war, konnte man doch wahrnehmen, daß seine Septen anfingen, sich in radialer Richtung zu ordnen. Einige Akontien schimmerten deutlich durch. Indem die Wasserschüssel umgeworfen wurde, riß das Stück an der durch eine punktierte Linie bezeichneten Stelle ab (Fig. 10). Der abgerissene Strang zog sich auf der einen Seite an das Mauerblatt der großen Aktinie heran, das andere, kleine

[1]) Vgl. Carlgren, Studien usw. 1904, S. 14, 19.
[2]) 1904, S. 217.

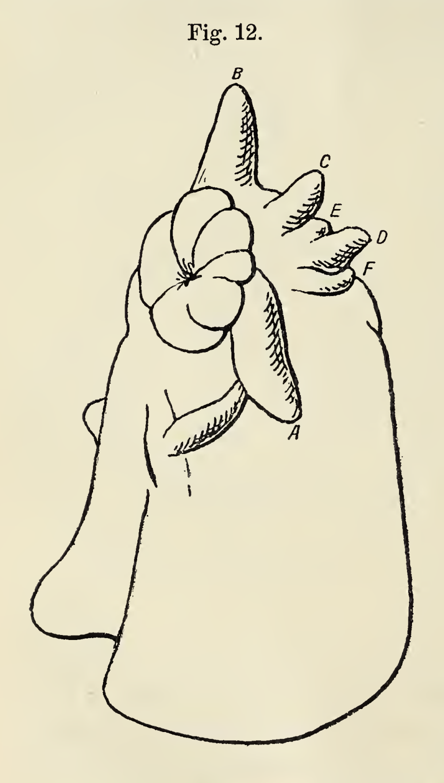
Stück des Stranges, wurde nach dem Lazerationsstück zurückgezogen. Die Abreißung war gewaltsam und sicherlich nicht an der Stelle erfolgt, wo sie eigentlich erfolgen sollte. Diese Stelle lag weiter nach der Mitte zu und war daran zu erkennen, daß sie dünner ist, als der übrige Strang. Das Lazerationsstück blieb nicht völlig in Ruhe, sondern blies sich zeitweise auf der einen Seite auf und schrumpfte an der andern. Wiewohl die Falten der Oberfläche in kurzen Zwischenräumen ein verändertes Bild gaben, so hob sich doch immer deutlicher ein Wulst hervor, der in der Mitte etwas eingeschnürt war. Er lag auf der Höhe des Lazerationsstückes, etwas nach der Neubildungszone hin. Es hatten sich noch mehrere Höcker aus dem Mauerblatt herausgehoben (Fig. 11). Jetzt kam ein merkwürdiger Ruhepunkt in der Tentakelentwicklung. Fast 10 Tage lang entstand kein neuer. Dafür trat eine Differenzierung unter den schon vorhandenen Tentakeln ein. Der in der Mitte eingeschnürte Wulst zeigte immer deutlicher das Bild von zwei Tentakeln, die gegen die Spitze hin miteinander verbunden waren. Der oberste Teil des einen wuchs über die Verbindungsstelle hinaus, so daß sich das Bild etwas veränderte. Es zeigte jetzt zwei Tentakel, von denen der eine mit seiner Spitze in der Seitenwand des andern haftete, während die Spitze des letzteren frei geblieben war und weiter wuchs. Unter den drei gegenüberstehenden Tentakeln übertraf der mittlere (D) seine beiden seitlichen Nachbarn an Größe. Die Bewegungen des Tieres wurden immer lebhafter, so daß die Tentakel je nach den Dehnungszuständen eine verschiedene Stellung einnahmen. Am 13. II., 9 Uhr früh, war das Tier zurückgezogen. Die beiden Tentakel E und F waren fast nicht sichtbar. Dagegen zeigte sich noch deutlich eine Mauerblattausstülpung, die später wieder in die Körperwand zurückgezogen werden sollte. Unter den verwachsenen Tentakeln trat ein Unterschied in der Größe stark hervor. Der mit der Spitze festhängende war im Wachstum zurückgeblieben, während der andere bedeutende Dimensionen angenommen hatte. Der kleine zog den

Fig. 11.



großen nach unten, so daß dieser keine freie Beweglichkeit hatte. Der Tentakel *B* nahm auch an Größe zu. So differenzierten sich immer deutlicher zwei große Tentakel heraus. An demselben Tage, 11 Uhr mittags, wurde das Tier überrascht, wie es sich weit auszudehnen suchte (Fig. 12). Das ging nicht ganz, weil die verwachsenen Tentakel das Stück daran hinderten. Es zeigte sich, daß der große von ihnen am Rande der zukünftigen Mundscheibe stand, während der kleine weiter unten aus dem Mauerblatte herauskam. Aus der Form des kleinen Tentakels mußte geschlossen werden, daß eine starke Spannung vorhanden war und der große sich von ihm gewaltsam loszumachen suchte. Die andere schon erwähnte knopfförmige Verdickung, die später verschwinden sollte, stand ebenfalls nicht am Mundscheibenrande, sondern ein Stück weiter unten. An diesem Stücke vom 13. II. 11 Uhr konnten die Größenverhältnisse der Tentakel deutlich abgelesen werden. Zwischen die beiden großen Tentakel *A* und *B* schoben sich zwei Tentakel zweiter Ordnung ein, *C* und *D*, und rechts und links von *D* stand je ein Tentakel dritter Ordnung (*E* und *F*). Das ausgestreckte Stück ließ zum ersten Male mit aller Deutlichkeit erkennen, daß ein Ösophagus gebildet war. Er wurde etwas ausgestülpt und zeigte, daß sich schon Septen an ihm festgeheftet hatten. Am 14. II. waren die Auswüchse an der Körperwand verschwunden, und nun begann wieder eine Periode der Tentakelneubildung (Fig. 13). Die sechs bisher entwickelten Tentakel standen nur auf einer Seite der Mundscheibe und nahmen etwa $^2/_5$ des Mundscheibenumfanges ein. Der vorher durch die verbundenen Tentakel nach unten gezogene Mundscheibenteil zeigte noch keine Spur von Tentakelknospung. Dagegen fing jetzt, nachdem dieser Teil durch Lösung der verbundenen Tentakel frei geworden war, eine

Fig. 12.



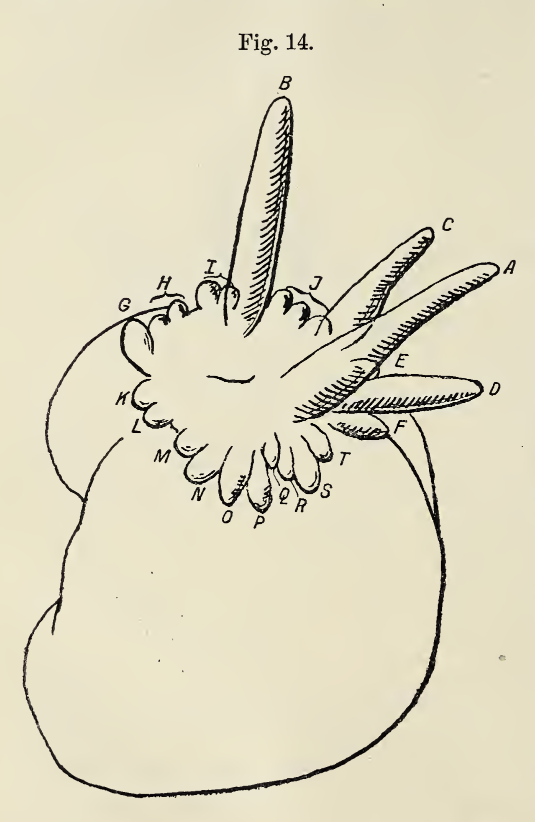
rege Tentakelbildung an. Längs des Saumes begann die Mundscheibe sich wellenförmig zu erheben. Nur drei Tentakel, *I*, *H*, *G*, die in unmittelbarer Nachbarschaft von *B* standen, traten deutlicher hervor. *G* grenzte an den noch freien Mundscheibenrand und war der größere. Auch hatten sich zwischen dem Tentakel der ersten Ordnung: *B* und dem zweiter Ordnung: *C* zwei kleine Höcker gebildet, die mit *J* bezeichnet sind. Bei den drei Tentakeln *I*, *H*, *G* trat die Differenzierung später nicht in der Weise ein, daß der mittlere die beiden seitlichen an Größe überholte, sondern der Tentakel *G* nahm schnell an Umfang zu, bis er zuletzt die Größe der beiden Tentakel erster Ordnung *A* und *B* erreichte. Bei einer Durchmusterung am 20. II. (Fig. 14) war die Tentakelbildung in einer solchen Weise fortgeschritten, daß die Orientierung zunächst einige Schwierigkeiten bot. *G* hatte sich vergrößert. An die Stelle der zwei eingeschalteten einzelnen Tentakel *H* und *I* waren zwei Paare getreten. Zwischen ihnen deutete eine Lücke darauf hin, daß wir an dieser Stelle noch mehrere Neubildungen zu erwarten hatten. Ein reicher Tentakelflor war an dem bis jetzt freien Mundscheibenrande gesproßt, größere und kleinere in bunter Abwechslung. Von *G* aus gerechnet kamen zunächst zwei kleine: *K* und *L*, dann ein kleiner und ein großer: *M* und *N*, dann zwei größere: *O* und *P*, dann wieder zwei kleinere: *Q* und *R*, und zuletzt ein großer und ein kleiner: *S* und *T*. Dann folgte der Tentakel erster Ordnung *A*. Es taucht bei einer derartigen massenhaften Entstehungsweise der Tentakel die Frage auf, ob alle diese in Paaren entstanden seien, und hier ist ein Punkt, in dem man verschiedener Meinung sein kann. Es lassen sich Paare herauslesen, wie *M* und *N*, *O* und *P*, *Q* und *R*, *S* und *T*. Das Paar *O* und *P* zeichnete sich durch seine Größe vor den andern aus. Die Paare *M* und *N*, *S* und *P* bestanden aus einem größeren und einem kleineren Tentakel. Am 27. II. (Fig. 15) zeigte sich folgendes

Fig. 13.



Bild: *G* hatte bedeutend an Größe zugenommen. An Stelle des Paares *H* und *I* waren Gruppen von je drei Tentakeln getreten, von denen der mittlere den andern im Wachstum voraneilte. *L* begann auch ein schnelleres Wachsen, während sein Genosse *K* weit zurückblieb. *M* und *N* zeigten noch keine Fortschritte, *O* und *P* waren mäßig gewachsen. Dafür trat zwischen den Paaren *M*, *N* und *O*, *P* eine Lücke auf, auf der ein neues Paar erscheinen sollte. In dem nächsten Paare war *R* vor *Q* vorangeeilt. *S* hatte seinen Vorrang behalten. Hier besteht eine Unsicherheit in der Deutung, nämlich: welche Tentakel von *Q*, *R* und *U* den früheren Tentakeln *Q* und *R* entsprechen. Überblicken wir die Fortschritte, so sehen wir, daß wieder eine Periode gekommen war, wo die Tentakelentwicklung langsam vorwärts ging und dafür ein Differenzieren in verschiedene Gruppen eintrat. Dieser Vorgang hatte am 7. III. (Fig. 16) weitere Fortschritte gemacht. Der mittlere Tentakel der Grenze *J* rückte weiter nach innen und wurde größer. Die Gruppe *I* und *H* waren im Wachstum vorgeschritten.

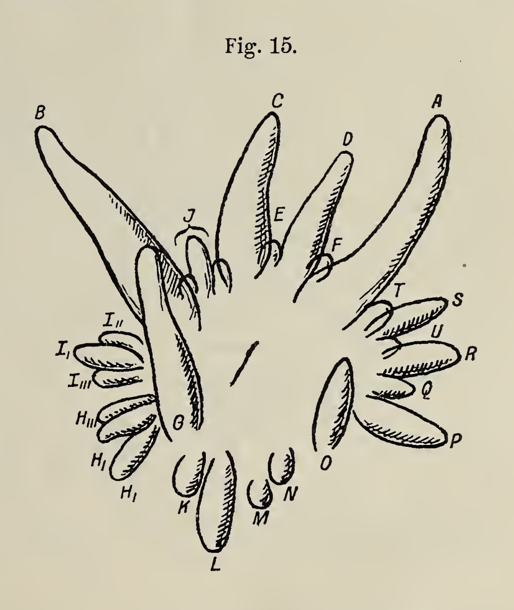
Fig. 14.



Hier ergab sich nachträglich eine Unklarheit, die leider nicht nachgeprüft werden konnte. Ein Tentakel I_2 fehlt in der Zeichnung. Er wird sicher von *B* verdeckt sein, so daß H_1 und I_1 in ihrer Sonderstellung verblieben sind. *G* war durch seine Größe in den ersten Zyklus eingerückt. An der Seite von *K* war ein kleiner Genosse *X* hervorgetreten. *L* war beträchtlich gewachsen und sollte vielleicht später mit in den ersten Zyklus einrücken. *N* hatte seinen Partner *M* weit überholt. Auf der vorher erwähnten Lücke war ein

neues Paar: V und W entstanden. Das Paar O und P zeichnete sich immer noch durch seine Größe vor den Nachbarn aus. R überragte Q noch um ein weiteres Stück, und S hatte seine beiden Nachbarn T und U weit überholt. So zeigte sich eine beständige Ummodelung der Werte. Es konnte mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit vorausgesagt werden, daß später A, B und G in den ersten Tentakelkreis eintreten. A und B stammten aus der am frühesten angelegten Gruppe, während G erst bedeutend später am freien Saum entstanden war. Welche Tentakel von D, C, I_1, H_1, L, O, P, R, S in den ersten Tentakelkreis eintreten, blieb noch mehr oder weniger ungewiß. Am meisten Anwartschaft hatten H_1 und L, vielleicht auch D, weil das Schlundrohr sich in der Richtung von G auf D eingestellt hatte.

Fig. 15.



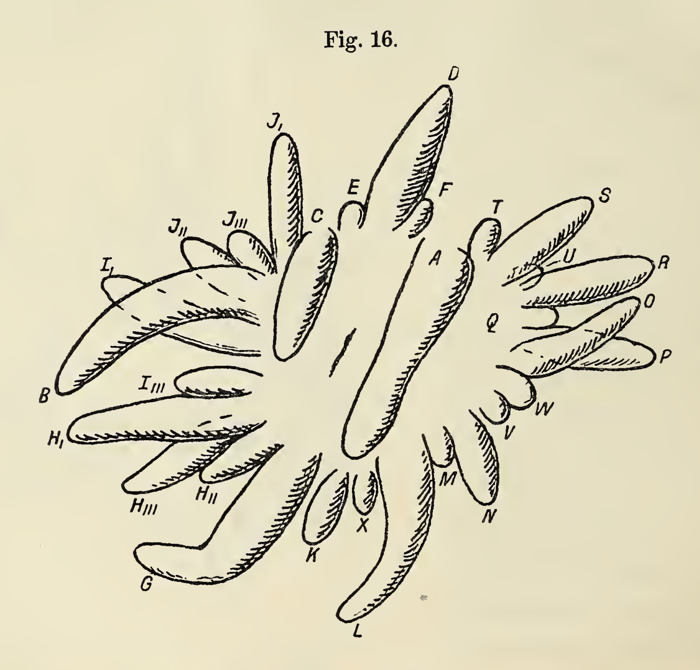
Vergleichen wir rückblickend noch einmal die Aufzeichnungen, so muß uns auffallen, daß zwei von den in der ersten Etappe gebildeten Tentakeln (E und F) soweit im Wachstum zurückgeblieben sind, daß sie auch jetzt noch dem äußersten Zyklus mit den kleinsten Tentakeln angehören. Es fällt ferner auf, daß mit Ausnahme der Gruppe J kein einziger Tentakel zwischen den in der ersten Etappe gebildeten entstanden ist, während die andere Seite, die zunächst von Tentakeln entblößt war, jetzt den eigentlichen Mutterboden für die Tentakelentstehung bildet. Es stellt sich ferner heraus, daß der Tentakel G über der Einbuchtung der Fußscheibe liegt. Diese Bucht ist noch ein Überbleibsel von dem inneren Hakenrande des Lazerationsstückes. Hier liegt also auch die Neubildungszone, und hier entstehen die Richtungssepten. Folglich muß hier auch der Richtungstentakel ausgestülpt werden, und diesen finden wir wohl durch den Tentakel G repräsentiert. Er dokumentiert sich auch dadurch als Richtungstentakel, daß sich das Schlundrohr nach ihm hinstreckt. Er entstand nicht in der ersten Etappe. Doch war er einer der ersten,

die den freien Rand besetzten. Dann zeigte er auch ein außerordentlich schnelles Wachstum.

Wir wollen einige Ergebnisse herausheben, die zunächst nur für das beschriebene Lazerationsstück Geltung haben, denen aber vielleicht auch eine allgemeinere Bedeutung zugemessen werden muß.

Es liegt 1) der Schluß nahe, daß die Abreißung des Stranges an unvorhergesehener Stelle in irgendwelcher Beziehung zu den zusammengewachsenen Tentakeln steht.

Fig. 16.



2) Einige Tentakel, die in einer späteren Entwicklungsetappe ihre Entstehung nehmen, zeichnen sich durch ihr rasches Wachstum aus, während einzelne, bedeutend früher angelegte, auffällig zurückbleiben.

3) Eine paarige Tentakelanlage scheint auch bei Lazerationsstücken üblich zu sein. Der größere Tentakel rückt nach dem Zentrum hin und drängt die kleineren nach außen, oder er wird von Anfang an mehr nach dem Zentrum hin angelegt.

4) Das Erscheinen eines Tentakelpaares wird dadurch angezeigt, daß die benachbarten Tentakel auseinander rücken.

5) Es wechseln Perioden schnelleren Tentakelwachstums mit solchen ab, in denen die Neubildung langsam vorschreitet.

6) In diesen Zwischenperioden erfolgt eine Differenzierung des hervorgebrachten Tentakelbestandes.

7) Eine Seite entwickelt sich früh, hört aber dann fast ganz auf, Tentakel zu bilden. Dafür tritt ein reicheres Wachstum auf der anderen, früher von Tentakeln entblößten Seite auf.

8) Der Richtungstentakel entsteht nicht in der ersten Etappe, ist aber einer der ersten von den Tentakeln, die am freien Mundscheibenrande auftreten. Sein Wachstum ist sehr schnell. Das Schlundrohr plattet sich in seinem oberen Teile so ab, daß die Richtungsebene den Richtungstentakel durchschneidet[1]).

Ob das von LACAZE-DUTHIERS aufgestellte Gesetz über die Tentakelentstehung sich auch auf die Lazerationsstücke von *Actinoloba* anwenden läßt, darüber möchte einiger Zweifel bestehen. Wir haben oben die Tentakel, die auf dem freien Mundscheibenrande entstanden, zu Paaren zusammengefaßt. Bei den Gruppen *H* und *I* war eine eigentümliche Entstehungsfolge zu beobachten. Erst erschien von jeder Gruppe nur einer. Dann trat zu jedem noch ein zweiter hinzu. Es dauerte aber nicht lange, so hatten wir zwei Gruppen von je drei Tentakeln. Es ist von dem erwähnten Autor der Annahme Raum gegeben worden, daß die Paare nicht gleichzeitig entstehen müssen, sondern daß ein Tentakel eines Paares eher hervorsprossen kann, als der andere. Das würde hier passen. Die zuletzt hinzugetretenen Tentakel müßten dann aufgefaßt werden als die Vorläufer einer zweiten Gruppe, die sich noch bilden wird, aber nicht mehr beobachtet werden konnte. Dagegen sind auch wichtige Anzeichen vorhanden, daß eine Entstehung in Gruppen von je drei Tentakeln vorkommt.

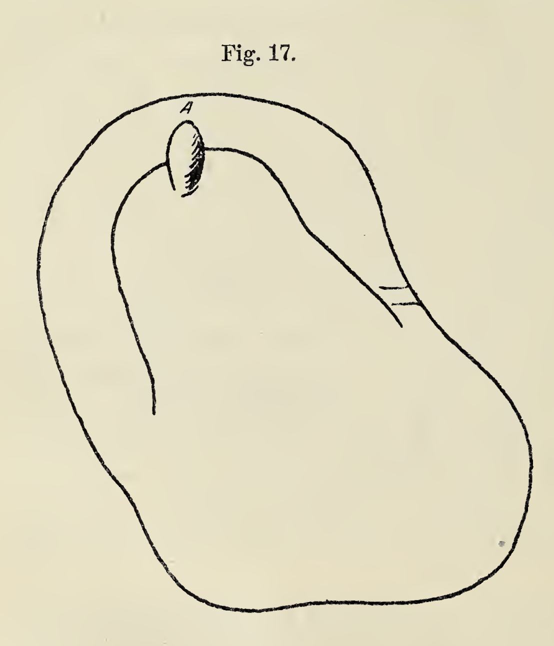
Das geschah an den Stellen, wo es sich um Ersatzbildung handelte, oder mit andern Worten: dort wo die Zwischen- und Binnenseptalräume schon längere Zeit bestanden und es nur darauf ankam, über ihnen Tentakel auszustülpen. Ob das Zurückbleiben der Tentakelbildung auf der einen Seite normal ist, oder ob diese Erscheinung in Zusammenhang mit der Zerreißung auf ungeeigneter Stelle gebracht werden muß, kann hier nicht beurteilt werden.

Wir kommen jetzt zu einer Beschreibung der Tentakelentwicklung beim zweiten Lazerationsstücke. Dieses unterschied sich von dem ersten dadurch, daß es mit dem Muttertiere nicht mehr in Verbindung stand, als es aufgefunden wurde. Es hatte eine längliche

[1]) Vgl. dazu CARLGREN, Zool. Anz. 1904. S. 537, 538.

Form. Die beiden Teile der Stränge waren bereits eingezogen. Die Septen verliefen quer. Die eine Längswand wurde durch ein Stück der ursprünglichen Fußscheibenperipherie gebildet. An der andern Seite lag die Wundzone, aus der eine Anzahl Akontien ausgetreten war. Diese befanden sich in beständiger Bewegung und tasteten die Umgebung ab, um Fremdkörper am Eindringen zu verhindern. Das Stück war am 27. I. gefunden worden. Am 3. II. hatten sich die Wundöffnungen geschlossen und die Septen fingen an, sich konzentrisch zu ordnen. Am 10. II. war das Stück kürzer und breiter geworden. Die konzentrische Umordnung der Septen hatte weitere Fortschritte gemacht; die Neubildungszone trat deutlicher hervor. Am 13. II. hatte sich das Lazerationsstück noch weiter abgerundet, so daß seine Länge der Breite gleich geworden war. Es traten mehrere Faltenzüge auf, die einen charakteristischen Verlauf nahmen. Sie strebten in Paaren nach der Höhe und bogen dort um. In der Mitte ließen sie eine Kreisfläche frei. In dieser traten einige kleinere ovale Höcker auf, und aus einer Öffnung zwischen ihnen wand sich eine Akontie hervor. Diese Öffnung war wohl nicht mehr als eine Cinclide zu deuten, die etwa zufällig in dem Mauerblatte stehengeblieben war, sondern wir hatten hier wahrscheinlich schon den Ösophagus vor uns, der mit der Leibeshöhle bereits in Verbindung getreten war. Dadurch hatte die Akontie einen Ausweg nach oben gefunden. Diese Annahme stützt sich darauf, daß schon 3 Wochen vergangen waren, seitdem das Stück von dem Muttertiere abriß. Das ist ungefähr die Zeit, in der die Ösophagusbildung vollendet ist. Am 14. II. früh zeigten sich wieder die charakteristischen Faltenpaare, die nach der Höhe gingen und gegenseitig in Verbindung traten,

Fig. 17.



ebenso die ovalen Höcker in der Mitte. Nur die Akontie war eingezogen. Am Nachmittage hatte sich das Stück erhoben. Im wesentlichen zeigte es dasselbe Bild, wie am Vormittage. Nur die mittleren Höcker waren durch die Dehnung verschwunden, und es zeigte sich deutlich die Mundöffnung in Gestalt eines Dreiecks. Am 20. II. (Fig. 17) hatte die Fußscheibe des Tieres Nierenform angenommen. In der Einbuchtung trat die Neubildungszone deutlich hervor. Die Spitze hatte sich kuppelförmig gewölbt und wurde von einem Tentakel gekrönt. Es war hier der Fall eingetreten, den Carlgren bespricht. Er weist die Meinung von Lacaze-Duthiers zurück, daß das Vorauseilen eines Tentakels vor den andern bei geschlechtlich erzeugten Tieren vorkommt und verlegt diesen Fall in das Gebiet der ungeschlechtlichen Fortpflanzung. Am 23. II. war neben dem großen Tentakel *A* ein kleinerer: *B* aufgetreten (Fig. 18). Diese Tentakel *A* und *B* entstanden über den alten, von dem Muttertiere ererbten Septalräumen. Jetzt traten zwischen ihnen noch zwei andere Septen deutlich hervor, die einen Binnenraum einschlossen, über dem

Fig. 18.

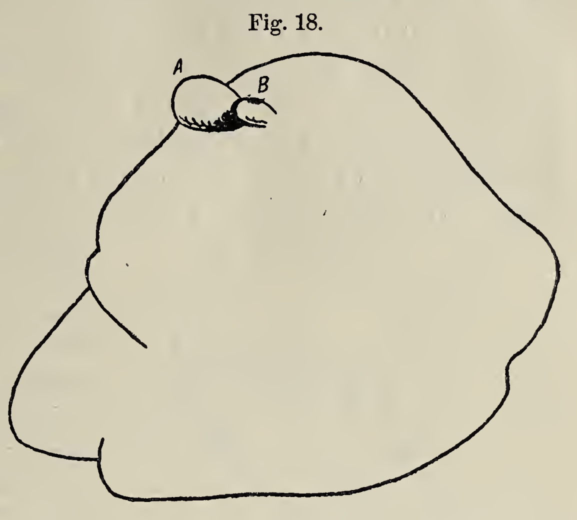
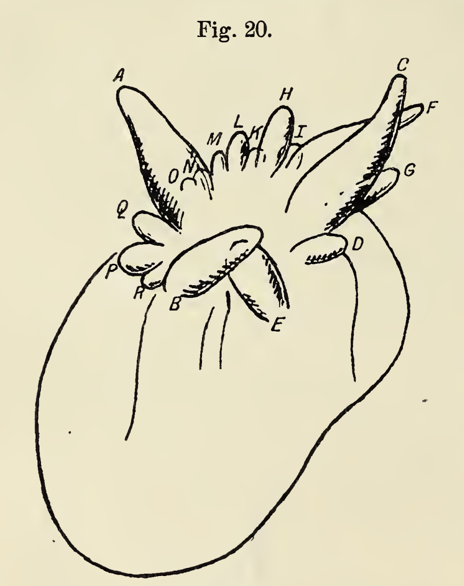


Fig. 19.

noch kein Tentakel stand (Fig. 19). Das Auseinanderrücken der beiden Fangarme zeigte aber an, daß hier neue in der Bildung begriffen waren. Dagegen war der Teil, der die Neubildungszone einschloß, mit Tentakeln besetzt worden. Es waren vier Paare entstanden: *ED*, *CG*, *FI* und *HK*. Einer von diesen Tentakeln: *C*, überragte schon die andern an Größe und eilte in den späteren Stadien noch mehr voraus. Er lag in der Neubildungszone. Da das Schlundrohr sich so abzuplatten begann, daß die eine Ecke nach ihm hingerichtet war, so wird er wohl den Richtungstentakel vorgestellt haben. Wie beim Exemplar 1 wurde er nicht in der ersten Etappe gebildet, zeigte aber dann ein außerordentlich schnelles Wachstum. Hinsichtlich des Ortes, an dem die Tentakel entstanden, waren hier ähnliche Verhältnisse wie bei Exemplar 1 zu beobachten. In der ersten Etappe entwickelten sich Tentakel, die ungefähr $^2/_5$ des Mundscheibenrandes einnahmen und in der alten Zone standen. Dann erschienen in schneller Folge eine größere Menge von andern, welche die nach der Neubildungszone zu gelegenen $^3/_5$ des Mundscheibenumfanges einnahmen. Ferner zeigte sich wieder ein Unterschied in den Paaren. Jedes von ihnen bestand aus einem größeren und einem kleineren Tentakel. Der größere rückte mehr nach dem Zentrum hin; der kleine wurde nach außen gedrängt. Größere und kleinere Tentakel waren so gestellt, daß sie regelmäßig abwechselten. Am 7. III. (Fig. 20) hatte der Richtungstentakel *C* schon die beiden zuerst entstandenen: *A* und *B* an Größe überholt. In dem freien Raume zwischen *B* und *A* waren drei neue Tentakel: *PQR* entstanden, ein größerer in der Mitte, je ein kleinerer ihm zur Seite. *F* und *E* hatten etwas zugenommen, *D* dagegen war zurückgeblieben. Zu beiden Seiten von *E* bildete sich ein Zwischenraum. Zwischen *E* und *B* trat ein Septenpaar deutlicher hervor. Zwischen *F* und *A* standen am 1. III. die drei Tentakel: *KHI*. Jetzt hatten sich zwischen *K*

Fig. 20.



und dem großen Tentakel *A* noch zwei Paare angelegt: *LM*, *NO*. *L* war schon wieder größer als sein Genosse. Am 11. III. (Fig. 21) waren die Zwischenräume zu beiden Seiten von *E* mit Tentakeln besetzt. Auf dem Raume zwischen *E* und *B*, auf dem das Septenpaar deutlicher hervortrat, hatten sich zwei Paare angelegt mit je einem größeren und einem kleineren Tentakel (*TU*, *VW*). Auf der andern Seite trat nur ein einzelner Tentakel hervor, der jetzt ein Genosse von dem schon viel eher angelegten Tentakel *D* wurde (*X*). *E* bildete sich schon zum Tentakel erster Ordnung heraus. Das Wachstum von *C* schritt jetzt gleichmäßig mit dem Wachstum von *A*, *B* und *E* fort. Neben *G* hatte sich ein kleinerer Tentakel *Y* gebildet. *H* hatte mit *F* gleiche Größe erlangt. Beide verdecken auf der Figur den kleinen Tentakel *I*, der zwischen ihnen steht. *I*, *L*, *M*, *N* und *O* waren gleichmäßig im Wachstum fortgeschritten. Am 23. III. (Fig. 22), also 12 Tage später, zeigte sich derselbe Tentakelbestand. Das Stück war in eine Periode eingetreten, wo die Entwicklung neuer Tentakel zum Stillstand gekommen ist. Dagegen war die Differenzierung und Vergrößerung weiter fortgeschritten. Das einzelne mag vom Bilde abgelesen werden.

Fig. 21.

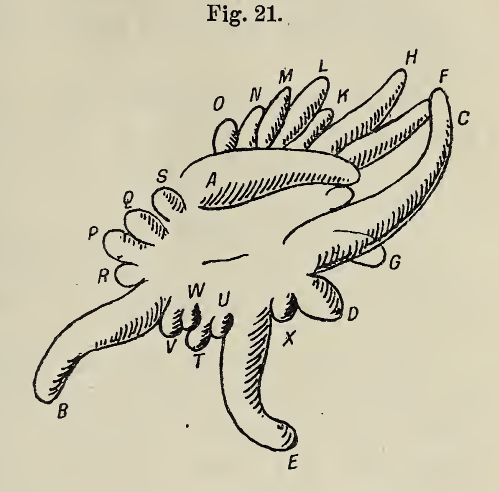
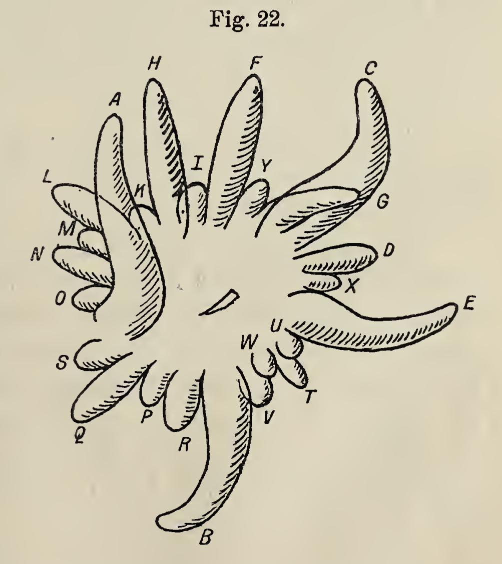


Fig. 22.



Halten wir Überblick, so können wir folgende Sätze herausheben:

1) Es entstehen zunächst Tentakel über der Mitte des alten Teiles. Sie nehmen etwa $^2/_5$ des Mundscheibenrandes ein. Ein Tentakel macht den Anfang. Er steht wahrscheinlich über einem Binnenfache höherer Ordnung.

2) Es schließt sich eine Periode an, in der Tentakel in schneller Aufeinanderfolge über dem freigebliebenen Mundscheibenrande entstehen.

3) Der Richtungstentakel bildet sich in dieser zweiten Periode, eilt aber dann den andern im Wachstum voraus.

4) Das Schlundrohr plattet sich so ab, daß der eine Winkel nach der Neubildungszone zeigt.

5) Auch bei diesem Stücke treffen wir einen Wechsel an von Perioden mit Tentakelneubildung und solchen Perioden, in denen sich die Tentakel in die Zyklen einorden.

Es wurde versucht, das Zurückbleiben und das Hinaufrücken der Tentakel in eine höhere Ordnung tabellarisch festzustellen. Die Tafeln zeigen einesteils, in welchem Zeitpunkte der Tentakel entstanden ist, und weiter, ob seine relative Größe im Vergleich mit den übrigen Tentakeln bestehen geblieben, oder ob der Tentakel in einen höheren oder tieferen Rang eingerückt ist. Die mit 1 bezeichneten Tentakel sind die relativ größten, die mit der höchsten Zahl versehenen die relativ kleinsten.

Es läßt sich aus den Tafeln auch gut erkennen, an welcher Stelle des früheren Tentakelbestandes die neuen Gruppen hervortreten und welche Zusammensetzung sie zeigen. (Vgl. Tabelle auf S. 89.)

Um zu erkennen, wie die größeren und kleineren Tentakel bei andern Tieren über die Mundscheibe verteilt waren, wurde dieselbe Methode angewendet. Die größten Tentakel wurden als solche 1. Ordnung, die nächstgrößeren als Tentakel 2. Ordnung bezeichnet, usw. Mit gewissen Ausnahmen gibt dann auch die Tentakelgröße zugleich die Stellung der Tentakel an, weil die größeren im inneren Zyklus, die kleineren weiter nach außen stehen. Diese Methode erlaubte zugleich, in kürzerer Zeit den Tentakelkranz mehrmals abzuzählen, und zwar nach zwei Richtungen hin.

Einige von den aufgezeichneten Reihen mögen hier folgen:

1. 4. 3. 4. 2. 4. 5. 1. 4. 1. 3. 1. 4. 4. 5. 1. 3. 2. 5. 6. 7. 7. 1. 4. | 1. 4.

1. 6. 4. 5. 1. 2. 3. 9. 1. 3. 8. 1. 4. 8. 3. 1. 4. 1. 4. | 1. 6.

1. 6. 6. 6. 1. 3. 1. 3. 1. 3. 2. 4. 1. 4. 6. 4. 6. 1. 3. 1. 2. 3. | 1. 6.

	A	T	S	U	R	Q	P	O	W	V	N	M	L	X	K	G	H_2	H_1	H_3	I_3	I_1	I_2	B	J_2	J_1	J_3	C	E	D	F
13. II.	1																						1				2	3	2	3
14. II.	1															4		5			5	5	1	5	5		2	3	2	3
20. II.	1	5	4		5	5	3	3			4	6	6		6	3	6	5			5	6	1	6	6	6	2	3	2	3
27. II.	1	7	4	7	4	7	3	4			7	7	4		6	2	6	5	6	6	5	6	1	7	5	7	2	7	3	7
7. III.	1	7	3	7	3	7	3	3	6	7	4	7	2	7	5	1	5	2	4	5	2	?	1	5	4	6	2	7	2	7
	—	−2	+1	—	+2	−2	—	—	—	—	—	−1	+4	—	+1	+3	+1	+3	+2	+1	+3	?	—	—	+1	—	—	−4	—	−4

	A	O	N	M	L	K	H	I	F	Y	G	C	D	H	E	U	T	W	V	B	R	P	Q	S
23. II.	1																			2				
1. III.	1					5	4	5	3		4	2	4		3					2				
7. III.	1	6	6	5	4	5	3	5	2		3	1	4		3					2	5	4	4	
11. III.	1	6	6	5	4	5	3	?	3	6	4	1	4	6	2	7	6	7	7	2	5	6	5	6
23. III.	1	6	4	5	3	5	2	5	2	5	3	1	4	5	1	7	6	6	6	1	4	5	3	5
	—	—	+2	—	+1	—	+2	—	+1	+1	+1	+1	—	+1	+2	—	—	+1	+1	+1	+1	−1	+1	+1

1. 3. 4. 1. 5. 6. 3. 4. 2. 6. 3. 6. 3. 1. 5. 3. 4. 2. 3. 4. 1. 4. 6. 2. 6. 3. 4. 2. 4. 3. 4. 5. 1. 5. 4. 5. | 1. 3.

1. 7. 2. 3. 1. 4. 4. 3. 5. 1. 5. 3. 6. 3. 1. 5. 3. 3. 2. 5. 3. 5. 1. 4. 2. 5. 7. 1. 7. 4. 3. 1. —. 8. 2. 3. | 1. 7.

1. 2. 3. 1. 4. 4. 3. 1. 3. 2. 3. 1. 3. 2. 4. 1. 3. 5. 3. 6. 2. 3. | 1. 2.

1. 3. 3. 2. 7. 1. 5. 7. 2. 1. 4. 2. 4. 1. 7. 6. 7. | 1. 3.

1. 5. 4. 3. 4. 3. 2. 5. 3. 2. 4. 5. 4. 1. 5. 6. 3. 4. 2. 6. 3. 6. 3. 1. 5. 3. 4. 2. 3. 4. 1. 4. 6. 2. 6. 3. 4. 1. 4. 3. 4. 5. 1. 5. 4. 5.

Sucht man sich diese Größenverhältnisse in Höhenkurven anschaulich zu machen, so ist daraus nicht viel Bemerkenswertes zu ersehen. Die Schwankungen verlaufen ziemlich regelmäßig, weil die Stücke sicher schon einige Perioden hinter sich haben, in denen die Differenzierung des Tentakelbestandes erfolgte. Ganz anders würden wahrscheinlich die Verhältnisse liegen, wenn wir die allerersten Etappen der Tentakelentwicklung aufzeichnen wollten. Da läge zunächst ein Maximum über dem alten Teile des Lazerationsstückes und in der Neubildungszone ein Minimum, das durch die Entwicklung des Richtungstentakels vielleicht einen plötzlichen Ausschlag nach oben bekäme.

Die Tiere, deren Tentakelkranz hier dargestellt wurde, waren sehr kleine Exemplare. Um die Tentakelbildung bei größeren zu beobachten, wurden einige Polypen in ein Glas gesetzt. Sie begannen an der Glaswand in die Höhe zu wandern. Ihr Körper kam dadurch in horizontale Lage, so daß die Zone der Tentakelneubildung betrachtet werden konnte. Es zeigten sich hier die mannigfaltigsten Verhältnisse. Einesteils standen Gruppen von je drei kleinen Tentakeln nebeneinander. Andernteils traten die Tentakel in Paaren auf. Dann ließ sich oft noch seitwärts von ihnen ein kleines Septenpaar erkennen, über dem ein dritter Tentakel entstehen sollte. Ob man diesen dann zu den andern beiden hinzurechnen mußte, so daß eine Gruppe von drei Tentakeln entstand, oder ob man in ihm den Vorläufer eines neuen Tentakelpaares erblicken wollte, das war hier Sache der Anschauung. Es traten dann die kleinsten Tentakel häufig in der Einzahl auf oder waren überhaupt noch nicht entwickelt. Nur ein Septenpaar zeigte dann an, wo sie entstehen sollten.

Das von Lacaze-Duthiers aufgestellte Gesetz über die Tentakelentstehung hat also hier nur unter der Voraussetzung Gültigkeit, daß ein Tentakel dem andern in Entstehung und Wachstum vorauseilen kann.

5. Ausbildung der charakteristischen Form aus dem Jugendstadium.

Von verschiedenen Autoren ist darauf hingewiesen worden, daß die jugendlichen Tiere von *Actinoloba* eine ganz andere Gestalt haben, als die alten[1]). Der Name wurde der Spezies nach den älteren Tieren gegeben. Diese zeichnen sich zunächst durch eine solche Menge von kurzen Tentakeln aus, wie wir sie in der Aktinienreihe kaum wiederfinden. Vor allem gibt die gelappte Mundscheibe ein Erkennungszeichen für *Actinoloba* ab. Darauf deutet der Name selbst hin. Auch die Namen *dianthus* und *plumosa* können diese Eigentümlichkeit ganz treffend bezeichnen, da das Tier durch die gelappte Mundscheibe die Ähnlichkeit mit einer Nelke erlangt. Für das jugendliche Tier fällt das erste Kennzeichen, die Menge der Tentakel, selbstverständlich weg. Es ist aber auch auffällig, daß bei ihm keinerlei Ausbuchtung der Mundscheibe wahrzunehmen ist. Die Tentakel sind im Vergleich zu ihrer Dicke und im Vergleich zum ganzen Tiere bei jugendlichen Exemplaren außerordentlich lang. So gleicht die junge *Actinoloba* mehr den übrigen Aktinien, als ihren älteren Artgenossen. Es können Tiere beobachtet werden, die schon über 200 Tentakel haben, aber noch keine Spur einer lappenförmigen Ausbuchtung der Mundscheibe zeigen.

Auf die Frage, wie diese charakteristischen Ausbuchtungen entstehen, ist vielfach geantwortet worden: sie entstehen unter Einfluß der Tentakelvermehrung. Die Mundscheibe kann die Tentakelmenge der äußeren Zyklen nicht mehr fassen, wenn sie flach ausgebreitet ist. Darum muß sie sich am Rande so erweitern, daß sie wellenförmige Gestalt annimmt[2]). Ob diese Ansicht richtig ist, kann hier nicht untersucht werden. Man müßte dann alles das entfernen, was die Mundscheibe hindert, sich allseitig gleichmäßig auszubreiten. Ich habe mich nur mit der Frage beschäftigt, ob die Einbuchtungen in einer gewissen Beziehung zum Verlaufe der Richtungsebene stehen.

Sieht man von oben auf eine ältere *Actinoloba*, so hat der Tentakelkranz sternförmige Gestalt. Es treten tiefere und weniger tiefe Einbuchtungen in dem Mundscheibenrande auf, die mit den Kontraktionszuständen sich etwas verändern. Bei näherem Hinsehen kann man Buchten erster und solche zweiter Ordnung, vielleicht auch solche dritter Ordnung unterscheiden, aber nicht in allen Fällen, weil Über-

---

1) Vgl. Carlgren, 1893, S. 103.
2) Vgl. Carlgren, 1893, S. 104.

gänge vorhanden sind. Der Stern ist in seinem inneren Teile meist 5-, 6- oder 7armig. Jeder einzelne Arm gabelt sich bei größeren Tieren dichotom, und auch diese Äste können sich in Ausnahmefällen wieder dichotom verzweigen. Aber nicht überall kann eine korrekte dichotome Verzweigung nachgewiesen werden. Um zu erweisen, in welcher Beziehung der 5-, 6- oder 7armige Stern zu der Richtungsebene steht, wurde zunächst seine Beziehung zur Schlundrinne untersucht. Da ergab sich, das jedesmal dort, wo die Richtungssepten an das Mauerblatt angeheftet waren, zugleich eine tiefe Einbuchtung der tentakeltragenden Mundscheibe vorhanden war. Hatte das Tier nur eine Siphonoglyphe, so war die Zahl der Arme eine ungleiche Zahl. Dann stand gewöhnlich an der Stelle, die der Siphonoglyphe und der Mundscheibeneinbuchtung gegenüber lag, die Mitte eines Mundscheibenlappens. Anders verhielt sich der äußere Mundscheibenrand, wenn zwei Schlundrinnen einander gegenüber standen. Dann war die Ansatzstelle eines jeden Richtungsseptenpaares durch eine Einbuchtung erster Ordnung angezeigt. Das Tier zerfiel in zwei symmetrische Hälften, und es mußte dann die Zahl der Sternarme eine gerade Zahl sein, gewöhnlich sechs. Ausnahmsweise kam der Fall vor, daß die Schlundrinnen einander nicht genau gegenüber standen. Dann zeigte sich auch keine richtige Symmetrie. Über den Anheftungsstellen der beiden Richtungsseptenpaare waren wieder zwei Einbuchtungen der Mundscheibe vorhanden. Diesmal standen sie nicht genau einander gegenüber, sondern in mehr oder weniger stumpfem bzw. spitzem Winkel. Die zwei gefundenen Exemplare mit je drei Siphonoglyphen und drei Paar Richtungssepten machten keine Ausnahme. Über jeder Anheftungsstelle eines Richtungsseptenpaares stand eine Mundscheibeneinbuchtung. Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, daß das Einziehen des Mundscheibenrandes an gewissen Stellen in erster Linie durch Septenanheftung bewirkt ist. Die Buchten stehen zunächst an der Anheftungsstelle der Richtungssepten, sind dann aber auch über der Anheftung aller vollständigen Septen nachzuweisen. Damit würde gesagt sein, daß die Form der äußeren Mundscheibe in inniger Beziehung zu der inneren Symmetrie des Tieres steht.

Den Entwicklungsgang der gelappten Mundscheibe können wir uns folgendermaßen vorstellen: Zuerst ist die Mundscheibe völlig glatt, und die mittleren Tentakel sind im Verhältnis zur Größe des Tieres lang und dünn. In den späteren Perioden wachsen diese Tentakel nur sehr wenig in die Länge, so daß sie bei ausgewachsenen Tieren sehr klein im Verhältnis zur Größe des Tieres erscheinen. Während

die Mundscheibe in dem Maße wächst, wie neue Tentakelzyklen entstehen, können die vollständigen, mit Schlundrohr, Mundscheibe, Mauerblatt und Fuß verwachsenen Septen im Wachstum nicht nachfolgen und bewirken, daß der Mundscheibenrand an ihren Ansatzstellen sich einbuchtet.

6. Über Doppelbildungen bei Actinoloba dianthus.

In der Familie der Sagartiden, und im besonderen auch unter der Spezies *Actinoloba* oder *Metridium* treten eigentümliche Doppelbildungen auf, die schon früh in der Literatur Erwähnung gefunden haben. DICQUEMARE war wohl der erste, der sie beschrieb. In seinem deuxième Mémoire pour servir à l'Histoire des Anémones de Mer 1775 führt er ein solches Doppeltier in Wort und Bild vor. In seinem troisième Mémoire etc. kommt er auf die Bildung derartiger Tierformen zurück. Im Jahre 1838 erwähnt JOHNSTON Doppelbildungen und bezeichnet sie als Monstrosities. Aus dem Jahre 1847 stammen einige unveröffentlichte Zeichnungen von LOUIS AGASSIZ, die später in der Abhandlung von PARKER veröffentlicht wurden. In den Seaside Studies, die 1865 durch ELIZABETH C. AGASSIZ und ALEXANDER AGASSIZ herausgegeben wurden, sind einige Bemerkungen über ihre wahrscheinliche Entstehungsweise gegeben. 1859 bezeichnet THORELL und 1860 GOSSE gleichfalls Exemplare mit zwei Mundscheiben als Monstrosities, obgleich GOSSE der Meinung zuneigt, daß sie eine Tendenz zu spontaner Teilung hätten. FOOT 1863 und G. Y. und A. F. DIXON 1891 sehen in ihnen ebenfalls »Monstrosities«. CARLGREN 1893 beschäftigt sich auch mit derartigen Formen. (Siehe die ersten drei Abschnitte bei PARKER: Longitudinal Fission etc. 1899.) Es folgen TORREY 1897[1]) und der erwähnte PARKER 1899, ferner CARLGREN 1904.

Die Diskussionen darüber, wie derartige Doppelindividuen entstehen möchten, ziehen sich durch die ganze Aktinienliteratur, ohne daß sie bis zum heutigen Tage zu einer völlig befriedigenden Klarheit geführt hätten. Besonders für unsere Art, *Actinoloba dianthus* bez. *Metridium marginatum* und *M. fimbriatum* stehen in der Gegenwart eine Menge von Erklärungstheorien zur Verfügung, da es noch

---

[1]) TORREY, 1898, erwähnt ein Tier von *M. fimbriatum*, das oben dreiteilig war: ein Doppeltier, von dem das eine Teiltier zwei Mundöffnnngen hatte (S. 346). Auch JOHNSTON S. 217 spricht von dreiteiligen Formen von *Actinia dianthus*.

niemals gelungen ist, die natürliche Entstehung eines Doppeltieres in hinreichend genauer Weise zu verfolgen.

Der erste, der sich über diese abnormalen Formen Rechenschaft gab, war der schon erwähnte scharfsinnige und gut beobachtende Dicquemare. Er geht von einer Beobachtung aus, die sich ihm mehrmals dargeboten hat und die er uns in dem troisième Mémoire etc. 1876 mitteilt. Er schnitt vom Rande der Aktinie kleine Stücke ab, um ihre Regeneration zu verfolgen. Während sich einige dieser Stücke in der weiter oben beschriebenen Weise einrollten und zu einem neuen Tiere auswuchsen, schlugen andere einen etwas abweichenden Entwicklungsgang ein. Es bildete sich an dem Stück eine kleine Einschnürung, diese zog sich fadenförmig aus und riß endlich ab. Die Entwicklung der beiden Stücke nahm dann ihren gewöhnlichen Verlauf. Es wurden also aus einem abgeschnittenen Stücke zwei neue Aktinien. Nun kann die Möglichkeit eintreten, daß die Zerreißung der beiden Teile unterbleibt und sich so eine Aktinie bildet, die zwei Schlundrohre auf einer gemeinsamen Basis trägt. Dann ist eine monströse Form entstanden. Eine solche Entstehung scheint Dicquemare wirklich beobachtet zu haben[1]).

Das Problem war fast vergessen, als Johnston[2]) mit einer andern Erklärungstheorie für die Doppeltiere auftrat. Er machte darauf aufmerksam, daß diese Tiere gewöhnlich herdenweise vorkommen und eng beieinander sitzen. Da liegt es nahe, daß einige Tiere in nähere Verbindung treten, zusammenwachsen und sich dann zu den eigenartigen Doppelbildungen ausgestalten. (»From this gregarious habit it is subject to monstrosities, two or three occasionally uniting and coalescing into one body, of which Dicquemare has described an exemple.«) Diese Theorie fand aber wenig Anklang, weil sofort sehr schwerwiegende Bedenken dagegen auftauchten. — Wie wir gesehen haben, variiert *Actinoloba* außerordentlich in der Färbung. Sollte die Annahme Johnstons richtig sein, daß Doppeltiere durch Zusammenwachsen entstehen, so dürfte nicht ausgeschlossen sein, daß sich Exemplare fänden, die ihre Entstehung auch durch ihre Farbenverteilung verraten. Unter den vielen Doppeltieren, die bis heute bekannt geworden sind, hat sich aber niemals derartiges nachweisen lassen[3]).

---

[1]) Vgl. Dicquemare, A second Essay etc. 1775. p. 228, 229.

[2]) S. 217.

[3]) Vgl. Parker, 1899, S. 47.

Eine dritte Theorie, die durch Gosse gegeben wurde, hat bis in die neueste Zeit hinein Zustimmung gefunden. Dieser Autor stellt sich auf den entgegengesetzten Standpunkt und meint, daß die Doppeltiere Teilungserscheinungen von ursprünglich einfachen Tieren seien[1]). Für diese Teilungstheorie kam dann eine Zeit der Blüte, als man bei verwandten Arten derartige Teilungserscheinungen vom Anfang bis zum letzten Stadium verfolgt hatte[2]). Die Theorie hat noch eine andere, ganz bedeutsame Stütze. Stellt man sich die gefundenen und beschriebenen Tiere von *Actinoloba* zusammen, so tritt uns durchaus keine Einheitlichkeit in der Gestaltung entgegen. So wurden Tiere gefunden, die nur einen einzigen Tentakelkranz aufwiesen, aber auf der ovalen Mundscheibe zwei vollständig getrennte Mundöffnungen hatten. Der Tentakelkranz deutete höchstens durch zwei gegenüberliegende Einbuchtungen die Trennungsebene an. Vielfach steht unvermittelt zwischen den beiden Mundöffnungen ein einzelner großer Tentakel (vgl. weiter unten). Einen Schritt weiter, und wir sehen, wie sich der Tentakelkranz bei andern Exemplaren immer tiefer zwischen die beiden Schlundrohröffnungen vorschiebt, bis wir zu Tieren gelangen, die zwei getrennte Mundscheiben bekommen haben, indem der Tentakelkranz sich zwischen sie eingeschoben hat. Noch einen Schritt weiter, und wir bemerken bei wieder andern Exemplaren, daß die Mundscheiben beginnen, nach entgegengesetzten Seiten auseinander zu weichen, bis wir zu solchen Tieren gelangen, die nur eine verhältnismäßig kleine Verbindungsmasse zwischen sich haben. Eine solche Form hat z. B. das eine Exemplar auf der aus dem Jahre 1860 stammenden und erst 1899 von Parker veröffentlichten Zeichnung des Louis Agassiz. Der erwähnte Parker sah aber diesen Entwicklungsgang noch nicht vollständig zu Ende geführt, weil das Stadium in der Literatur noch nicht beschrieben war, in dem die beiden Tiere ihre Verbindung vollständig gelöst hatten und nun selbständig nebeneinander standen. Um derartige Stadien aufzufinden, ersann er folgende Methode: Er durchmusterte 2—3000 Exemplare von *Metridium marginatum* und suchte solche, die isoliert unter ihren anders gefärbten Artgenossen standen. Er fand sechs Paare so, wie er sie wünschte. Jedes von je zwei Tieren war gleich in Größe und Farbe und ganz isoliert von ähnlichen Artgenossen. Jedes von den Paaren wurde separat in einem Gefäße plaziert und

[1]) Torrey, 1898, S. 347, unterscheidet eine äquale und eine unäquale Längsteilung.

[2]) Vgl. Torrey-Mery, 1904; Carlgren, 1904, Studien usw. S. 13.

in das Laboratorium zum ferneren Studium gebracht. Von den Prüfungsergebnissen ist das wichtig, daß auch die Geschlechter so verteilt waren, wie sie erwartet wurden. Beide Exemplare hatten jedesmal das gleiche Geschlecht. Drei Paare waren männlich und drei weiblich. Diese Tatsache steht in Übereinstimmung mit den Doppeltieren, die auch gleichgeschlechtig sind. Studiert man dann die Querschnitte durch zwei solche getrennte Tiere, die bei PARKER auf Taf. III unter Nr. 15 in der ursprünglichen Stellung aufgezeichnet sind, so wird man besonders in Hinsicht auf die Richtungssepten Anklänge an die Verhältnisse bei Doppeltieren finden[1]. Schon ein Jahr vorher, 1898, hatte TORREY in seinen Observations on Monogenesis in Metridium die Theorie der Teilungsvorgänge etwas weiter ausgeführt. Er stellt sich diesen Vorgang so vor, daß die Teilungsebene durch die Siphonoglyphe und mithin auch durch das Richtungsseptenpaar verläuft. Dieses rückt allmählich zunächst in der Nähe des Mauerblattes immer weiter auseinander, währenddessen die Zerschnürung der Schlundöffnung erfolgt. Dann zeigt das Tier das Bestreben, jede der Hälften vom ursprünglichen Richtungsseptenpaar zu je einem neuen Richtungsseptenpaare auszugestalten, indem jederseits eine neugebildete Richtungssepte zu je einer alten hinzutritt. Es sind so aus dem einen zwei neue Richtungsseptenpaare hervorgegangen. Diese rücken beständig auseinander, und nun ist auch andern Septen die Gelegenheit gegeben, sich zwischen die beiden Richtungssepten einzuschieben. Auf diese Weise sollen die bekannten Strukturen entstanden sein, die man auf Querschnitten durch Doppeltiere zu sehen bekommt[2]. In einer späteren Abhandlung von TORREY und RUTH MERY aus dem Jahre 1904 über: Regeneration and non-sexual Reproduction in *Sagartia Davisi* wird auf eine eigentümliche Tatsache hingewiesen, die Beachtung verdient. TORREY und MERY stellen hier ausdrücklich fest, daß der Teilungsprozeß bei *Sagartia Davisi* rechtwinklig zur Hauptachse erfolgt, während bei *Metridium* die Theorie eine Teilung parallel zur Hauptachse annimmt[3]. Die Tat-

[1] Anderseits hält PARKER den Schluß von den Endprodukten auf eine vorgegangene Längsteilung nicht für berechtigt (1899, S. 48).

[2] TORREY, 1898, S. 348, erwähnt ein Tier, das sich senkrecht zur Richtungsebene geteilt haben soll, weil der eine Teil eine Siphonoglyphe, der andere dagegen keine hat.

[3] S. 214. TORREY und MERY stellen auch S. 220 fest, daß bei *Sagartia Davisi* eine Teilung nie mit einer Verdoppelung der Mundöffnung und Mundscheibe beginnt.

sachen, auf die sich die Teilungstheorie stützte, waren so schwerwiegend, daß fast kein Forscher, der dieses Gebiet betrat, sich ihren einleuchtenden Gründen verschließen konnte. 1860 sprach sich für sie GOSSE aus, 1865 AGASSIZ, 1893 CARLGREN[1]), 1898 TORREY und 1899 PARKER. Und dennoch hat diese Theorie, auf *Actinoloba* angewandt, auch ihre schwachen Seiten. Auf die eine Tatsache, bezüglich der Verschiedenheit der Teilungsebene von *Sagartia Davisi* und *Actinoloba* wurde schon oben hingewiesen. Das Fatale an der ganzen Theorie war auch hier wieder, daß sie eine Theorie war, und kein Ergebnis einer direkten Beobachtung. Es hatten sich schon einige Forscher bemüht, den Teilungsvorgang bei *Actinoloba* nun einmal wirklich zu beobachten. TORREY hielt ein Doppeltier 9 Monate unter Beobachtung. Das Resultat war negativ: die Aktinie teilte sich nicht weiter[2]). PARKER[3]) neigte der Ansicht zu, daß dieses Mißlingen darin seinen Erklärungsgrund habe, daß die Aktinie aus ihren natürlichen Bedingungen herausgerissen worden sei. Er ließ daher ein gefundenes Exemplar im offenen Wasser stehen und beobachtete es während des Zeitraumes von 8 Wochen. Das Fußblatt vergrößerte sich unterdessen von 3 auf 4 cm, aber keine Spur von einer weiteren Teilung war zu beobachten[4]). Ich selbst hielt ein Doppeltier $^1/_4$ Jahr lang in einem größeren Seebecken des Aquariums im Zoologischen Institut zu Leipzig, ohne irgendwelche weitere Teilungserscheinungen zu sehen. Ein Ausweg schien auch in dieser bedrängten Lage möglich. Es wurde namentlich von PARKER[5]) hingewiesen auf die außerordentlich lange Lebensdauer einer Aktinie, die oft einen Menschen überleben kann. ASHWORTH und ANNANDAL berichten über Exemplare von *Sagartia troglodytes*, die ungefähr 50 Jahre in der Gefangenschaft zubrachten. DALYELLS Exemplar von *Actinia mesembryanthemum* soll 66 Jahre alt geworden sein. Es wurde darum allgemein die Ansicht vertreten, daß die Teilung eine sehr langsame sei, und zwar so langsam, daß sie sich bis jetzt der Beobachtung entzogen hat. Aber das war für den Forscher sicher nur ein geringer Trost[6]).

1) S. 108.
2) TORREY, 1898, S. 351.
3) Auch TORREY, S. 351.
4) PARKER, 1899, S. 48.
5) 1899, S. 50.
6) CARLGREN meint, daß solche Formen von *Metridium*, die ihre Längsteilung in der Regel nicht zu Ende führen, wahrscheinlich in dem Embryonalstadium entstehen. Vgl. Studien usw. 1904, S. 81, 82.

In ein ganz anderes Fahrwasser gelangten die Erklärungsversuche durch die Untersuchungen über die Symmetrie der Aktiniarien von Carlgren 1904. Dieser Forscher kam von einer ganz andern Seite auf das Problem zu. Er schnitt nach einer bestimmten Methode Stücke von der Basis einiger Aktinien, besonders *Sagartia viduata* und *Sagartia troglodytes*. Die einen enthielten Richtungssepten, die andern nicht. Bei den einen lagen die Richtungssepten in der Mitte des Stückes, bei andern am Rande usw. Indem sich diese Stücke regenerierten, gelangte er auch zu doppelten Exemplaren. Er gab in dieser Arbeit auch eine Zusammenfassung, in der er darüber referiert, auf welche Weise solche monströse Tiere zustande gekommen waren. Da ergab sich, daß ihre Entstehungsweise durchaus nicht einheitlich war. Er erhielt sie 1) von größeren Fragmenten, die in der Mitte ein Richtungsmesenterienpaar hatten. Hier vollzog sich die spätere Ausbildung des Doppeltieres in einer ganz eigenartigen und typischen Weise. Wenn nur die Richtungsmesenterien als vollständige Mesenterien vorhanden waren, so kam zuerst nur ein Richtungstentakel zum Vorschein. Waren mehrere Mesenterien erster Ordnung in dem Stücke, so erschienen meist mehrere Tentakel zu gleicher Zeit. Geschah die Neubildung der Tentakel schnell, so eilte der Richtungstentakel den andern voraus. Zu beiden Seiten des großen Tentakels entstanden kleinere. Bei älteren Stücken wurde so die Mundscheibe zerlegt, und zwei Schlundrohre und zwei Tentakelgruppen traten auf. Es konnte auf einem Richtungsfache in dem neugebildeten Mundscheibenteile noch ein zweiter Tentakel hervorschießen. Zwischen beiden brach dann in der Regel nur eine einzige Mundöffnung durch. Es kam aber auch der Fall vor, daß die Richtungstentakel nahe aneinander rückten und so wiederum die Mundscheibe in zwei getrennte Teile zerlegten. Auf diese Weise entstanden wieder Doppeltiere. Carlgren beobachtete dann die Entstehung von Doppeltieren auf einem vollständig andern Wege. Es kam vor, daß zwei benachbarte Stücke, die vom Fußscheibenrande abgeschnitten und dann in ihrer ursprünglichen Stellung belassen worden waren, zusammenwuchsen und ein Doppeltier bildeten. Eine dritte Entstehungsart schlug wieder einen andern Weg ein. Es wurden statt einer Neubildungszone zwei solche angelegt, und jede bekam ihr eigenes Schlundrohr. Carlgren veranlaßte sogar die Bildung von kolonieähnlichen Formen[1]), d. h. von solchen, die

[1]) Die gleichen Resultate hatte auch Hahn 1905.

noch mehr als zwei Schlundrohre zeigten. Er schnitt dazu große Teile, z. B. den ganzen äußeren Ring der Fußscheibe ab. Dieser Forscher deutet nun die in der Natur gefundenen Exemplare von Doppeltieren aus guten Gründen in seiner Weise[1]), indem er sie aus Lazerationsstücken entstanden denkt, die in der Mitte Richtungssepten enthalten, oder er glaubt, daß sie durch Zusammenwachsen von Stücken ihre Entstehung nahmen usw.[2]). Bei der Durchsicht dieser verschiedenen Entstehungsweisen muß uns auffallen, daß die eine, nämlich die Entstehung aus zusammengewachsenen Stücken, der Theorie nahe kommt, die schon DICQUEMARE aufstellte. Denkt sich dieser die Doppeltiere dadurch entstanden, daß der Verbindungsstrang zwischen den beiden Teilen eines Lazerationsstückes nicht abreißt, sondern bestehen bleibt, so entstehen nach CARLGREN Doppeltiere, indem sich durch Verwachsung ein Verbindungsstrang erst bildet. Beiden Ansichten liegt aber die Voraussetzung zugrunde, daß zwei Teile vorhanden sind, von denen jeder das Bestreben hat, ein selbständiges Tier zu bilden, die dieses Ziel in ihrem oberen Teile auch erreichen, im unteren Teile aber daran gehindert werden. Später nimmt auch CARLGREN in den »Ergänzenden Untersuchungen usw.« die Theorie von DICQUEMARE wieder auf und sagt, daß Doppelbildungen entstehen können, wenn durch einen tiefen Einschnitt die Kontinuität der beiden Hälften ganz oder teilweise unterbrochen wird.

Bemerkenswert für CARLGREN ist, daß er wiederum die Möglichkeit einer Teilung nicht leugnet. Er beschreibt sogar einen Fall von *Metridium*[3]), der seiner Meinung nach nur durch einen Teilungsprozeß entstanden sein kann. Das Kriterium dafür sieht er zunächst darin, daß sich zwei Lamellen zwischen den Schlundrohren ausspannen. Soweit ich sehe, stellt er sich den Teilungsvorgang so vor, daß die Schlundrohre, die zunächst in Verbindung standen, später auseinander rückten und dabei doch die Verbindung ihrer Wände an zwei Punkten nicht aufgaben. So wurden die Lamellen zwischen beiden ausgespannt. Das wichtigste Kriterium jedoch sieht dieser Autor in der Tatsache, daß über dem Binnenfache, das in der Teilungsebene liegt, jederseits nicht ein, sondern zwei Tentakel stehen. Hier ist sicher die Meinung maßgebend gewesen, daß sich jederseits ein Tentakel seiner ganzen Länge nach geteilt habe. Zu diesen Ent-

[1]) Vgl. CARLGREN, 1904, Studien usw. S. 53.
[2]) Ihm schließt sich HAHN, 1905, an.
[3]) CARLGREN, 1904, Studien usw. S. 80, Fig. 22.

stehungsmöglichkeiten fügt Carlgren noch die, daß ein Doppeltier seinen Ursprung aus einem doppelten Embryo genommen haben kann. Hahn streift in seiner Arbeit über Dimorphism and Regeneration in *Metridium* auch unser Problem. Vielleicht, sagt er, sind die Doppeltiere hervorgegangen aus Stücken von unnormaler Form und Größe. Teilungserscheinungen sind es sicher nicht.

So stehen wir heutzutage vor einer reichen Auswahl, oder man möchte sagen: vor einem Gewirr von Theorien und Entstehungsmöglichkeiten für Doppeltiere. Die Ansicht von Johnston, daß sie durch Zusammenwachsen von ausgebildeten Tieren entstanden sein könnten, ist überwunden. Dagegen ist die Teilungstheorie noch allgemein anerkannt. Daneben steht auch die Möglichkeit offen, daß die monströsen Tiere aus Fragmenten mit Richtungsmesenterien in der Mitte, oder aus zusammengewachsenen Stücken, oder aus Stücken, die zwei Neubildungszonen anlegten, oder aus außerordentlich großen Stücken, oder aus Teilen von der Basis, deren Kontinuität ganz oder teilweise unterbrochen wurde, ihre Entstehung nehmen können.

Wir gehen jetzt dazu über, uns die Strukturen der Doppeltiere etwas näher vor Augen zu führen. Dazu können uns die Abbildungen, die zum Teil von Parker, zum Teil von Torrey und dann auch von Carlgren gegeben wurden, sehr gute Dienste leisten. Durchmustern wir die Tafeln, so tritt ein Charakteristikum für die Anordnung der Septen hervor, von dem nur wenige Abbildungen eine Ausnahme machen. Achtet man auf die Stellung der Richtungsseptenpaare, so kann die Tatsache nicht entgehen, daß sie fast nie einander gegenüberstehen, wie man annehmen sollte, sondern daß zwei von ihnen mehr nach der einen Seite hin verschoben sind. Es tritt dann zwischen ihnen eine geringe Zahl von vollständigen Septen auf, während auf der entgegengesetzten Seite eine stärkere Ansammlung wahrzunehmen ist. Dabei können zu dem einen Schlundrohre eine größere Anzahl Septen gehören, als zum andern[1]. Fassen wir zunächst die vollständigen Septen zwischen den beiden Richtungsseptenpaaren in die Augen, so können im einfachsten Falle die beiden Richtungsseptenpaare soweit zusammengerückt erscheinen, daß sie in Wahrheit nur als ein einziges Paar auftreten. Dann reicht die eine Richtungssepte nach dem einen, die andere nach dem andern Schlundrohre. Einen Schritt weiter, und wir sehen zwei Richtungsseptenpaare unmittelbar nebeneinander stehen, ohne daß vollständige

[1] Vgl. Torrey, 1898, S. 351.

Septen zwischen sie eingeschaltet sind. — Dann tritt ein vollständiges Septenpaar zwischen ihnen auf, von dem das linke Septum sich an das linke Schlundrohr und das rechte sich an das rechte Schlundrohr anlegt. — Dann können zwei Paar von vollständigen Septen zwischen den Richtungspaaren erscheinen. Hier schlägt sich das eine Paar zum linken, das andere Paar zum rechten Schlundrohre. So können sich immer mehr Septen und Septenpaare zwischen die Richtungspaare einschieben, bis wir zu einem Durchschnitt gelangen, den uns die Fig. 1 auf Taf. 21 von TORREY: Observations etc. darstellt. Hier haben sich zehn vollständige Septen eingeschoben und verteilen sich so, daß sich fünf nach dem einen und fünf nach dem andern Schlundrohre hinwenden. Neben und zwischen ihnen tritt dann auch eine größere Anzahl von unvollständigen Septen auf. Manchmal sind Septenpaare nicht vollständig, sondern bestehen aus einer vollständigen und einer unvollständigen Septe, oder es heften sich im oberen Teile eine andere Anzahl von Septen an das Schlundrohr an, als im unteren. Was die gegenüberliegenden Septen anbelangt, so ist ihre Zahl sehr verschieden, und es soll nicht im einzelnen darauf eingegangen werden. Die Zahl der vollständigen Septen, die sich hier an jedes der beiden Schlundrohre anlegen, braucht durchaus nicht immer gleich zu sein. In der Mittelebene tritt auch hier vielfach ein Septenpaar auf, das sich auseinanderspreizt und je ein Septum nach jedem Schlundrohre sendet. Interessant ist die Berechnung, die PARKER über die »Nichtdirektiven« anstellt. Er findet bei einfachen Individuen niemals weniger als drei, und niemals mehr als 14 Paare, im Durchschnitt $5^1/_2$ Paar. Es trifft zu, daß die Exemplare mit doppelter Mundöffnung fast genau zweimal so viel nichtdirektive Mesenterien haben, im Durchschnitte 12 Paar. Bemerkenswert sind noch die Membranen, die bei einigen Doppeltieren zwischen den beiden Schlundrohren auftreten. Es kann eine Membran auftreten, es können auch deren zwei sein, oder noch mehrere, wie wir weiter unten zeigen werden. Als Eigentümlichkeit dieser Gebilde wird angegeben, daß sie keine Muskelfahnen aufweisen[1]. Nur TORREY[2] beobachtete, wie eine Membran in der Mitte in ein Mesenterialfilament überging. Ihre Entstehung ist zweifelhaft. CARLGREN brachte sie, wie wir sahen, in Verbindung mit dem Teilungsprozesse.

---

[1]) PARKER, 1899, S. 45.

[2]) 1898, Taf. Fig. 1.

Hinsichtlich dieser Struktur der Doppeltiere habe ich an Querschnitten einige Beobachtungen gemacht, die die eine oder die andere Frage, hauptsächlich die nach der Entstehung der Membranen, der Lösung um einige Schritte näher bringen können. Ich will die Tiere und die Querschnitte kurz beschreiben und dabei hervorheben, was mir an ihnen charakteristisch oder neu zu sein scheint.

Das Exemplar *A*, ein Tier mit getrennten Körperwänden in der Höhe und einem einheitlichen Tubus unten, hatte einen Einschnitt zwischen beiden Mundscheiben, der $^1/_3$ der Gesamthöhe betragen mochte. Tentakel waren auf beiden Köpfen in größerer Anzahl vorhanden. Die Fußscheibe breitete sich nach allen Seiten flach aus. Die Querschnitte wurden zunächst durch jeden einzelnen Kopf gelegt, und es ergab sich, daß jede von den getrennten oberen Tierhälften monoglyphisch war. Außer den Richtungssepten hefteten sich sechs Septenpaare an das eine Schlundrohr an und $4^1/_2$ Paar an das andere. Ein Schnitt, der weiter unten durch die Ösophagusregion gelegt wurde, gab die charakteristischen Bilder, die uns schon von der Taf. III bei Parker her bekannt sind. Die beiden Schlundrohre mündeten getrennt in die Leibeshöhle. Die Richtungsseptenpaare waren auch hier wieder in der charakteristischen Weise nach einer Seite hin verlagert, und zwischen sie waren zwei andere Septenpaare eingeschoben, von denen das linke nach dem linken Schlundrohre und das rechte nach dem rechten hin ging. Auf der gegenüberliegenden Seite zeigten sich ähnliche Verhältnisse. Nur war hier auffällig, daß eine Anzahl von Septen klein geblieben war, die als vollständig ausgebildet erwartet wurden. Selbst das eine, der Teilungsebene unmittelbar benachbarte Septenpaar hatte ein unvollständiges Septum, das nur als schmaler Streifen aus der Innenwand des Mauerblattes heraussah. Der Raum, der die Teilungsebene umschloß, hatte die charakteristische rhombische Form erhalten, indem die ihn begrenzenden Septen von der Körperwand nach den Schlundrohren hin auseinanderstrahlten. Schnitte unterhalb des Ösophagus unterschieden sich wenig von Durchschnitten durch normale Tiere. Nur waren hier wieder die beiden Richtungsseptenpaare nach einer Seite hingerückt. Die Regelmäßigkeit wurde auch hier unterbrochen, indem der schon erwähnte Komplex von verkümmerten Septen auftrat. Dieses Tier gehörte zu denen, die keine Membran zwischen den beiden Schlundrohren aufweisen.

Das Exemplar *B* hatte auf einem langgestreckten Unterbau zwei Köpfe, die sehr nahe nebeneinander standen. Der eine war nach

oben gerichtet, der andere neigte sich nach der Seite und hatte das Aussehen einer großen Knospe. Das Tier zog beim Konservieren seinen langgestreckten Körper ein. Auf Schnitten wurde festgestellt, daß zwei Membranen die beiden Schlundrohre verbanden. Es war nur ein einziges Richtungsseptenpaar vorhanden, dessen linke Hälfte nach dem linken, dessen rechte Hälfte nach dem rechten Schlundrohre verlief. Auf der entgegengesetzten Seite lag ein nichtdirektives Septenpaar, das aber auch, wie das Richtungsseptenpaar, seine Septen nach beiden Schlundrohren hin schickte. Zu dem einen Ösophagus gehörten außerdem drei vollständige Septenpaare, zu dem andern nur zwei, wovon noch ein Septum unvollständig war. Unvollständige Septen traten zahlreich auf. Nur in der Nähe des Richtungsseptenpaares fehlten sie.

Das Exemplar *C* war wieder ein Tier ohne Verbindungsmembranen zwischen den Schlundrohren. Die beiden Richtungsseptenpaare waren nach einer Seite hingedrängt. Zwischen ihnen traten drei nichtdirektive Septenpaare auf. Das mittlere teilte sich so, daß es je ein Septum nach jedem Schlundrohre sandte. Das Septenpaar zwischen dem Richtungspaare und dem geteilten mittleren Paare war auf der einen Seite vollständig, auf der andern Seite unvollständig. Zu dem einen Schlundrohre gehörten außerdem $4^1/_2$, zum andern $6^1/_2$ Paare vollständiger Septen. Eine gewisse Ähnlichkeit in der Anordnung zu beiden Seiten der Richtungsebene war nicht zu verkennen.

Das Exemplar *D* war ein eigentümlich geteiltes Doppeltier, das auf einer Mundscheibe zwei Schlundrohrmündungen hatte. Zwischen beiden bogen sich die Tentakelkränze keilförmig ein und markierten so eine scheinbare Teilungsebene. Die Siphonoglyphen standen an dem Teile des Schlundrohres, der nach der Teilungsebene hin lag. Schon äußerlich war zu sehen, daß große Septen von ihnen ausgingen und sich auf beiden Seiten am Mauerblatte anhefteten, und zwar an der Stelle, wo Mauerblatt und Mundscheibe die beiden Einbuchtungen zeigten. Diese Septenpaare markierten so auf der Mundscheibe eine rhombische Fläche, in deren gegenüberliegenden Eckpunkten die Siphonoglyphen standen. Die andern beiden gegenüberliegenden Eckpunkte wurden gekennzeichnet durch die beiden Einbuchtungsstellen der Mundscheibe. In der Mitte dieser Fläche erhob sich ein gewaltiger Tentakel, der alle andern an Größe und Stärke übertraf. Die Querschnitte zeigten bald, daß wir hier einen Richtungstentakel vor uns hatten, und daß die Septen, die von den

Siphonoglyphen nach den Einbuchtungen der Körperwand strahlten, Richtungssepten waren. Wir sehen auf diesen Schnitten ein gewaltiges Richtungsseptenpaar quer durch das ganze Tier hindurchstreichen. Es heftet sich in der Mitte an beide Schlundrohre an und wird so in vier Einzelsepten zerteilt. Jede von diesen hat einen Längsmuskel. Sonst war das Tier nur insofern bemerkenswert, als es eine sehr große Zahl von unvollständigen Septen aufwies. An das eine Schlundrohr hefteten sich außer den Richtungssepten nur drei Paar, an das andere nur zwei Paare vollständiger Septen an. Das Tier wird sofort an die Experimente von CARLGREN erinnern. Wir sahen hier Doppeltiere aus Regenerationsstücken hervorgehen, wenn diese ein Richtungsseptenpaar in ihrer Mitte enthielten[1]). Der Richtungstentakel wuchs dann außerordentlich schnell und wurde so groß, daß er die Mundscheibe in zwei Teile zerlegte. Zu beiden Seiten entstand dann je ein Schlundrohr. Die beiden durchgehenden Richtungssepten verwuchsen mit den Schlundrohrwänden und teilten sich so durch scheinbare Auflösung ihres Mittelteils in zwei gegenüberliegende Paare. Derartige Bilder sind uns auch von TORREY (Fig. 5, 6) überliefert. Diese Deutung des Doppeltieres ist einfach und einleuchtend, und dennoch gibt es auch Bedenken dagegen. Ich sah nämlich stets, daß sich bei der Regeneration die abgerissenen Stücke zusammenrollten und ihre freien Enden durch eine Regenerationszone verbanden. Wäre dieser Weg auch für solche Stücke vorgeschrieben, die Richtungssepten enthalten, so könnte das alte Richtungsseptenpaar nur auf die eine Seite, und zwar der Neubildungszone gegenüber zu liegen kommen. In der letzteren müßte sich dann ein neues Richtungsseptenpaar bilden[2]). Das Resultat wäre also das gleiche. Anderseits ist wieder denkbar, daß das ursprüngliche Richtungsseptenpaar in die Neubildungszone hineinwachsen und sich an die gegenüberliegende Körperwand anheften kann. Eine andere Erklärung wird weiter unten gegeben (S. 112). Diese Verhältnisse müssen erst durch weitere Untersuchungen geklärt werden. Ich möchte nur bemerken, daß auch sehr große, breite Stücke, die sich sehr schwer einrollen können, von der üblichen Entwicklungsweise der Lazerationsstücke keine Ausnahme machen. Ich denke hier besonders an ein

---

[1]) Vgl. CARLGREN, 1904, Studien usw. S. 19—21, Textfig. 2.

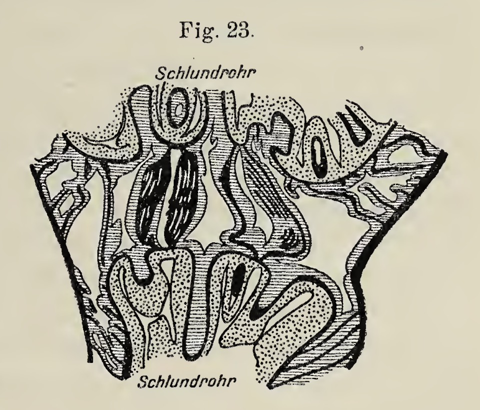
[2]) Vgl. die Nachricht HAHNS 1905 über die Lage der beiden Richtungssepten bei diglyphischen Polypen von *Metridium marginatum* in der alten bzw. in der Neubildungszone; desgl. die Studien usw. 1904 von CARLGREN.

Vgl. dagegen CARLGREN, Ergänzende Untersuchungen usw. S. 26.

sehr großes Stück vom Rande der Fußscheibe, das bei einer Reinigung des Beckens wahrscheinlich mit Gewalt losgerissen worden war. Das Stück rollte sich auf der einen Seite, so gut als es konnte, und bildete eine Regenerationszone. Auf der andern Seite wurde jedoch eine Zerreißungserscheinung beobachtet, die der bei natürlichen Lazerationsstücken vorkommenden völlig glich. Innerhalb des Stückes entstand ein Loch, und nun zog sich ein Teil des Tieres zu einem Triangel aus, dessen schwächerer Arm durchriß. Die Aufrollung und Neubildung vollzog sich dann genau so, wie es in einem früheren Kapitel beschrieben worden ist.

Schon oben war die Frage aufgetaucht, wie die Verbindungsmembranen zwischen den Schlundrohren ihre Entstehung nehmen. Wir sahen, daß sie CARLGREN in gewisse Beziehung zu den Teilungsvorgängen brachte. Nach PARKER[1]) zeichnen sie sich dadurch aus, daß keine Längsmuskel an ihren Seiten auftreten. TORREY[2]) dagegen hatte in einem Falle beobachtet, daß sie in ein Mesenterialfilament übergehen können. Da zeigten sich beim Exemplare *E* ganz eigenartige Verhältnisse. Es traten auch Verbindungsmembranen zwischen den Schlundrohren auf. Sie waren aber verschieden an Zahl, je nachdem der Schnitt durch eine höhere oder tiefere Region gelegt war. In der Höhe traten drei Paare von ihnen auf. Davon reichten die beiden seitlichen Paare von dem einen Ösophagus zum andern. Das mittlere Paar dagegen war in der Mitte unterbrochen. Nach dem einen Schlundrohre hin zeigten sich längere Reste, als nach dem andern. Die Membranen trugen hier keine Muskelfahnen. Ein wenig weiter nach unten hin verschwand das mittlere Paar und nur die beiden seitlichen Paare blieben bestehen (Fig. 23). Dafür war auf der einen Seite, außerhalb der beiden Paare, eine neue Membran hinzugetreten. Das Neue und Wichtigste an diesen Schnitten war aber, daß die Membranen hier deutlich ausgeprägte Muskelfahnen auf-

Fig. 23.



1) PARKER, 1899, S. 45.
2) TORREY, 1898, Taf. Fig. 1.

wiesen, die bei den beiden Paaren einander zugekehrt waren, wie bei nichtdirektiven Septen. Das ist ein Faktor, der wenigstens für dieses Exemplar die Annahme ausschließt, daß die Verbindungsmembranen ausgezogene Teile der beiden Schlundrohre darstellen[1]). Weiter nach unten verschwand das Membranenpaar, das der neu hinzugetretenen Membran benachbart war. Jetzt trat auch bei der letzteren die Muskelfahne außerordentlich deutlich hervor. Betrachten wir Schnitte, die aus einer noch tieferen Region genommen sind, so bleiben die drei Verbindungsmembranen bestehen, wenn auch ihre Muskelfahnen wieder ganz oder teilweise verschwinden. Aber jetzt hat sich das Bild etwas verändert. Die vorgestellte Teilungsebene führt auf der einen Seite in den Binnenraum eines Richtungsseptenpaares. Auf der andern Seite geht sie in den Binnenraum eines nichtdirektiven Septenpaares hinein. Schnitte unterhalb der Ösophagusregion zeigen zwei Richtungsseptenpaare. Davon liegt nur das eine in der Teilungsebene des Tieres. Das andere steht seitwärts und heftet sich nur an ein Schlundrohr an[2]). Interessant ist die Beziehung, die die Richtungssepten zu der zuletzt hinzugetretenen Verbindungsmembran haben. Beim Verfolgen der Richtungssepten einerseits und dieser Membran anderseits wird man immer mehr zu der Annahme geführt, daß die Membran weiter nichts ist, als ein umgebogenes Richtungsseptum, das sich vor seinem Ende an das eine und in seinem Endpunkte an das andere Schlundrohr angeheftet hat. Halten wir uns diese Tatsache und das oben Erwähnte vor Augen, so haben wir wichtige Anhaltspunkte, um die Frage zu beantworten, was die Verbindungsmembranen ihrer Natur nach sind. Sie sind Septen. Daß sie Teilstücke von irgendwelchen vollständigen Septen sind, die sich nur umgebogen und zwischen den beiden Schlundrohren befestigt haben, liegt nahe, muß aber durch eine weitere Untersuchung entschieden werden. Wenn wir die Gesamtheit der Doppeltiere in solche mit Verbindungsmembranen und in solche ohne diese zerlegen, so müssen wir uns stets gegenwärtig halten, daß diese Unterscheidung wahrscheinlich eine rein äußerliche ist. Messen wir dieses Exemplar *E* an der von Parker[3]) festgestellten Tatsache, daß die Teilungsebene nie durch ein Ectocoel einerseits und ein Entocoel anderseits geht, sondern immer nur gleichnamige

---

1) Vgl. Carlgren, 1904, Studien usw. S. 80.

2) Die Richtungsseptenpaare sind hier nicht auf eine Seite gerückt, sondern liegen ungefähr einander gegenüber.

3) 1899, S. 47.

Räume durchschneidet, so wird diese Behauptung durch unser Exemplar bestätigt. Wir fügen nur hinzu, daß das Entocoel auf der einen Seite einem Richtungsseptenpaare, auf der andern Seite einem gewöhnlichen Septenpaare angehört.

Bei einer genauen Durchmusterung derartiger Querschnitte durch Doppeltiere taucht eine größere Anzahl von Fragen auf. Zunächst möchte man die Gründe wissen, warum die beiden Richtungsseptenpaare, insofern zwei vorhanden sind, beinahe immer auf die eine Seite des Tieres rücken und fast nie einander direkt gegenüber stehen. Dann die andere Frage: Wie kommt es, daß die Teilungsebene nie durch ein Entocoel einerseits und ein Ectocoel anderseits geht? Drittens: Warum liegen zwischen den beiden Richtungsseptenpaaren in vielen Fällen noch vollständige oder unvollständige Septen? Und zuletzt die Kernfrage: Wie entsteht ein Doppeltier auf natürlichem Wege?

Es war mir möglich, die Bildung eines Doppeltieres unter natürlichen Verhältnissen zu verfolgen. Bei einer größeren *Actinoloba dianthus*, die einen Tentakelkranz von mehr als 200 Tentakeln hatte, wurde schon seit längerer Zeit eine merkwürdige Ausdehnung und ein damit verbundenes Aufblasen eines Fußscheibenteiles beobachtet. Es zeigte sich in der Folgezeit, daß hier ein Doppeltier im Entstehen begriffen war; denn es wurden am Ende dieses Fußscheibenteiles zwei Erhebungen sichtbar, die verhältnismäßig große Dimensionen aufwiesen, wenn man sie mit andern Lazerationsstücken verglich. Sie blieben nicht in dauernder Ruhe, sondern bliesen sich langsam auf, so daß sie zwei kleinen Vulkankegeln glichen. Dann trat wieder eine Periode ein, in der ihre Mauerblätter sich verengten und mehr die Gestalt von zwei Essen annahmen, die auf einer gemeinsamen Basis standen. Daneben hatte sich ein seitlicher Teil der Fußscheibe von der Unterlage gelöst und in die Höhe geschlagen. Wichtig ist die Orientierung des Doppeltieres zum Mutterindividuum. Hier muß zunächst erwähnt werden, daß dieses schon zu einem Versuche gedient hatte, den es aber gut überstand. Ich hatte fast $^1/_2$ Jahr vorher mit einem scharfen Messer Schlundrohr und Körperwand auf der einen Seite in radialer Richtung und durch das Binnenfach des Richtungsseptenpaares so durchschnitten, daß das Tier einem aufgeschlitzten Zylinder glich. Die Wunde war wieder geheilt. Hier hatte sich wahrscheinlich eine schmale Regenerationszone gebildet, die sich noch jetzt durch ihre Färbung von dem umgebenden Mauerblatte abhob. Das Doppeltier befindet sich fast genau auf der ent-

gegengesetzten Seite. Es kann also von dem Muttertiere unmöglich Richtungssepten bekommen haben. Nähere Aufschlüsse geben erst die Querschnitte.

In welcher Weise das Doppeltier von dem Muttertiere seine Entstehung nahm, läßt sich am deutlichsten an Schnitten erkennen, die in der Nähe der Fußscheibe das Doppeltier durchqueren (Fig. 24). Der Umriß des Schnittes hat die Form eines rechtwinkligen Drei-

Fig. 24.

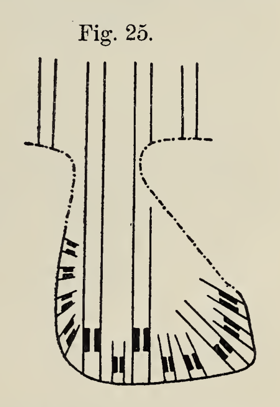


eckes, von dem ein Basiswinkel in das Muttertier hineinragt. Hier liegt also die noch nicht vollständig unterbrochene Verbindung zwischen Mutter- und Tochtertier. Dem Muttertiere gegenüber stehen die meisten und größten Septen. Ein Zwischenfach erstreckt sich von dem großen Tiere bis an das gegenüberliegende Ende des Doppeltieres. In ihm treten noch einige kleinere Septen auf. Die eine Begrenzungssepte (*A*) dieses Faches ist noch vollständig, die andere (*D*) dagegen zerrissen. Gemäß der Biegung des Mauerblattes stellen sich die seitlichen Septen in schräge Richtung. Der Teil, der den

Übergang in das Muttertier bildet, ist vollständig von Septen entblößt.

Die scheinbar komplizierten Verhältnisse des Schnittes werden klar, wenn man einen Blick auf das Schema (Fig. 25) wirft. Ein ausgestreckter Lappen der Fußscheibe hat sich von dem großen Tiere unabhängig gemacht, indem von beiden Seiten her je ein tiefer Riß in der Richtung der Sekante vordrang[1]). Die dadurch abgetrennten Septen hatten zunächst die gleiche Richtung wie die des Muttertieres. Indem das größere Tier von dem Platze wegzukriechen versuchte, entstanden Spannungserscheinungen, die das Bild derart veränderten, wie es in Schema Fig. 25 angegeben ist. Einige Septen wurden von der sich dehnenden Körperwand aus ihrer radialen Lage in eine schräg dazu stehende Richtung gezerrt. Die Stellen des Mauerblattes, an die sich keine Septen oder nur geringe Reste von ihnen ansetzen, markieren die Wundzonen[2]). Auf Schnitten aus einer höheren Schicht ist die Verbindung zwischen Mutter- und Tochtertier aufgehoben. Die Septen haben eine Umstellung erfahren, so daß es Schwierigkeiten machen würde, wollte man sich über die Entstehungsweise nur aus diesen Schnitten Klarheit verschaffen. Bemerkenswert ist, daß das Septenpaar *A B*, das auf dem unteren Schnitte noch eng beieinander stand, sich jetzt nach zwei Seiten schräg auseinander spreizt und später je eine Septe nach jedem Schlundrohre senden wird. Das Septenpaar *X Z* ist noch besonders herauszuheben. Auf dem unteren Schnitte ist es noch gar nicht vorhanden, entsteht etwas weiter oben in der Körperwand und nimmt schnell an Größe zu, so daß es in dem oberen Ende des Polypen zu den Septen erster Ordnung gehört. Es verbindet sich mit dem Schlundrohre. Wir haben in ihm sicher ein Richtungsseptenpaar vor uns, das in der Neubildungszone entstand. Schnitte vom distalen Ende zeigen die beiden Schlundrohre, von denen das linke bald seitwärts ausmündet. Dann geht die Septe *A* mit verloren und es bleiben in der Höhe nur die Septen bestehen, die jenseits von *B* liegen. Welches Septenpaar bei dem linken Teiltiere das Richtungsseptenpaar ist, ließ

Fig. 25.



---

[1]) Zur Entstehung der Risse vgl. Fig. 26.

[2]) Diese sind in Fig. 25 durch unterbrochene Linien dargestellt.

sich nicht feststellen. Die Septen *C* und *D*, die im unteren Teile zerrissen waren, ergänzen sich weiter oben und legen sich an das Schlundrohr an, bis sie vollständig mit ihm verwachsen. Das in der Höhe übrig gebliebene Teiltier ist etwas unregelmäßig ausgebildet. Es hat fünf vollständige Septenpaare, darunter zwei Richtungssepten. Die Gruppen der vollständigen Septen sind unregelmäßig verteilt. *E* bildet mit seinem Partner *F* ein vollständiges Paar. Das gleiche tut *H* mit dem früher unvollständigen Partner *G*. Es mag dann noch darauf hingewiesen werden, daß die beiden Teiltiere, die in der Höhe eine sehr ungleiche Größe haben, sich auf fast gleichgroßen Grundflächen aufbauen.

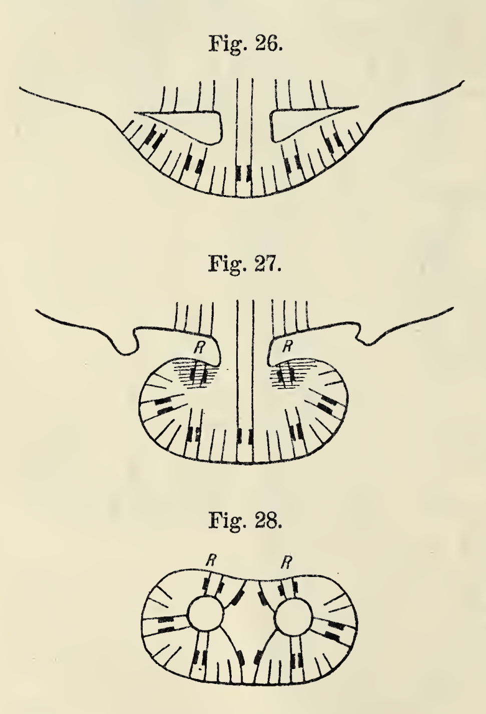


Fig. 26.

Fig. 27.

Fig. 28.

Überblicken wir am Schluß noch einmal, wie das Doppeltier auf natürlichem Wege entstand[1])! Statt des einen keilförmigen Risses, der bei der Entstehung von einfachen Tieren in den Rand der Fußscheibe einschneidet, haben wir hier deren zwei, die von zwei Seiten in der Richtung der Sekante eingreifen und das Stück so weit von dem Muttertiere ablösen, daß nur noch ein schmaler mittlerer Verbindungsgang zwischen beiden erhalten bleibt. Soweit es möglich ist, rollt sich dann das Lazerationsstück nach den beiden Wundzonen hin ein (siehe Schema Fig. 27). Das ist hier nicht leicht, aber dennoch bekommen die Septen wenigstens in dem oberen Teile des Tieres eine solche Lage, daß sie sich radial um zwei Zentren ordnen, in denen dann die Schlundrohre erscheinen. Wir haben also auch in dieser Entstehung einen Typus vor uns, der denselben Entwicklungsgang einzuschlagen sucht, wie wir ihn bei der Entstehung der einfachen Tiere gefunden haben. Es entstehen zunächst wahrschein-

---

1) Vgl. dazu Fig. 26, 27, 28.

lich zwei Risse, die zuerst ein kleines Stück von dem Fußscheibenrande entfernt auftreten, dann aber bis auf den Fußscheibenrand übergreifen, indem die schwächeren Arme der beiderseits ausgezogenen Triangel zerreißen (Schema Fig. 26). Das Stück rollt sich dann nach dem Muttertiere hin, und zwar nicht nur auf einer Seite, wie bei den einfachen Tieren (vgl. Fig. 4—8), sondern auf zwei Seiten (Fig. 27), so daß sich auch hier die Septen um zwei Zentren ordnen, in die dann die beiden Schlundrohre zu stehen kommen.

Jetzt kann auch mit einer gewissen Entschiedenheit die Frage beantwortet werden, warum die beiden Richtungsseptenpaare bei Doppeltieren nach einer Seite hin rücken. Verfolgt man die Herausbildung des Doppeltieres, das Abreißen und Aufrollen, das stets nach der Wundzone und infolgedessen nach dem Muttertiere hin erfolgt, so ist klar, daß die beiden Neubildungszonen mit den beiden Richtungsseptenpaaren auf die innere, d. h. auf die dem Muttertiere zugekehrte Seite rücken müssen (Schema Fig. 27, 28). Aus guten Gründen können wir also behaupten, daß bei den in der Natur gefundenen Doppeltieren die Seite mit den beiden Richtungsseptenpaaren zugleich die ehemals dem Muttertiere zugekehrte Seite darstellt. Die vollständigen nichtdirektiven Septen, die zwischen den beiden Richtungspaaren auftreten, sind wahrscheinlich in ihrer Mehrzahl solche, die aus dem Muttertiere in das Tochterindividuum hinüberreichten und erst bei völliger Lösung der beiden Tiere abgetrennt wurden (Fig. 26—28). Bei unserem Exemplare würden also die Septen *A D* als solche anzusehen sein. Je nach der Zahl der Septen, die noch längere Zeit die Verbindung zwischen den beiden Tieren aufrecht erhielten, wird sich auch die Zahl der Mesenterien verändern, die zwischen den Richtungspaaren auftreten. Dies die Antwort auf die erste und dritte Frage[1]).

Die zweite Frage kann im Anschluß hieran gelöst werden: Wie kommt es, daß die »Teilungsebene« nie durch ein Entocoel einerseits und ein Ectocoel anderseits geht, sondern immer nur gleichnamige Räume durchschneidet? Denkt man sich, daß die von dem Muttertiere nach dem Tochterindividuum hinüberreichenden Septen

---

[1]) Es kann der Fall eintreten, daß ein Richtungsseptenpaar die Verbindung zwischen Mutter- und Tochtertier längere Zeit aufrecht erhält. Daraus ließen sich die Doppeltiere (vgl. unser Exemplar *D*) erklären, bei denen ein einziges Richtungsseptenpaar mit einem darüber ausgestülpten mächtigen Tentakel das ganze Tier in zwei Teile zerlegt. Es werden aber hier die beiden Richtungsseptenpaare bzw. die beiden Neubildungszonen vermißt.

in diesem mit dem einen Schlundrohre einerseits und dem andern Schlundrohre anderseits in Verbindung treten (Schema Fig. 28), so kann das nur in der Weise geschehen, daß entweder ein durchgehendes Entocoel oder ein durchgehendes Ectocoel die Trennungsebene markiert. Folglich kann im Prinzip die Teilungsebene nicht durch zwei ungleichnamige Septalräume gehen.

Wie wir weiter oben sahen, kommen neben den Tieren mit zwei Richtungsseptenpaaren auf einer Seite auch solche vor, bei denen die beiden Richtungspaare so nahe aneinander gerückt sind, daß sie in Wahrheit nur ein einziges Paar vorstellen, das von der Peripherie bis zu den beiden Schlundrohren reicht. Ob diese Tiere so entstehen, wie es auf Seite 104 oben angegeben ist, oder ob sich ihre Bildung so erklären läßt, daß die beiden ursprünglich durch einen dünnen Strang getrennten Neubildungszonen bei dessen Zerreißung so nahe aneinander rücken, daß sie verschmelzen und nur ein Richtungsseptenpaar ausbilden, das zu beweisen oder zu verwerfen muß einer späteren Untersuchung überlassen werden. Der erste Fall würde eine Erklärung für Tiere mit durchgehenden Richtungssepten darstellen; der zweite Fall dürfte für solche Tiere gelten, die dem einzigen Richtungsseptenpaare gegenüber ein nichtdirektives Septenpaar aufweisen.

Wir greifen am Schlusse noch einmal auf eine Ansicht Parkers zurück. Dieser Autor glaubte, Paare von Aktinien gefunden zu haben, die vorher durch das Stadium des Doppeltieres hindurchgegangen waren, jetzt dagegen ihre Verbindung gelöst hatten. Das Kriterium dafür war zunächst die isolierte Stellung unter anders gefärbten Tieren, dann die Stellung der Septen und der Umstand, daß beide das gleiche Geschlecht hatten. Alle diese Charakteristika lassen sich auf eine ganz andere Weise erklären. Da sich die Tiere fortbewegen, so ist möglich, daß zwei kurz nacheinander abgerissene Lazerationsstücke in enger Nachbarschaft zurückgelassen werden. Da das Tier eingeschlechtig ist, so folgt daraus, daß die Stücke dasselbe Geschlecht haben wie das Muttertier. Werden die Tiere in der ursprünglichen Stellung beobachtet, so ist zu konstatieren, daß ihre Richtungssepten versuchen, sich in eine bestimmte Richtung einzustellen. Dasselbe Bestreben fanden wir schon bei Doppeltieren. Die Erklärung liegt nicht weit: sobald ein Stück von der Fußscheibe des Muttertieres abgerissen ist, rollt es sich auf, und zwar stets nach dem Muttertiere hin. In dem Teile, der dem Muttertiere zugewendet ist, entsteht die Neubildungszone, und hier haben wir infolgedessen

das neue Richtungsseptenpaar zu suchen. Werden nun beim Fortkriechen des Muttertieres zwei Fußscheibenstücke kurz nacheinander abgerissen, so müssen ihre Neubildungszonen ebenfalls auf die Seite zu liegen kommen, die dem Muttertiere zugekehrt war. Es ist also kein Grund vorhanden, bei derartigen in der Natur gefundenen Paaren eine vorausgegangene Längsteilung anzunehmen.

7. Über abnormale Tentakelformen bei Actinoloba dianthus.

Die Spezies *Actinoloba* zeigt eine Blütenlese von Abnormalitäten. Neben einfachen Tieren treten Doppelindividuen auf. Die Zahl der Septenpaare ist nicht immer sechs, sondern kann eine beliebige andere sein. Miteinander verwachsene Septen sind oft zu beobachten. Die Siphonoglyphen treten meist in der Einzahl auf, kommen aber auch häufig in der Zweizahl vor. Tiere mit drei Schlundrinnen wurden ebenfalls beobachtet, wenn auch in verhältnismäßig geringer Zahl. Die Farbe variiert außerordentlich. Wir dürfen uns darum nicht wundern, wenn auch die Tentakel in vielen Fällen Abweichungen von dem normalen Baue zeigen.

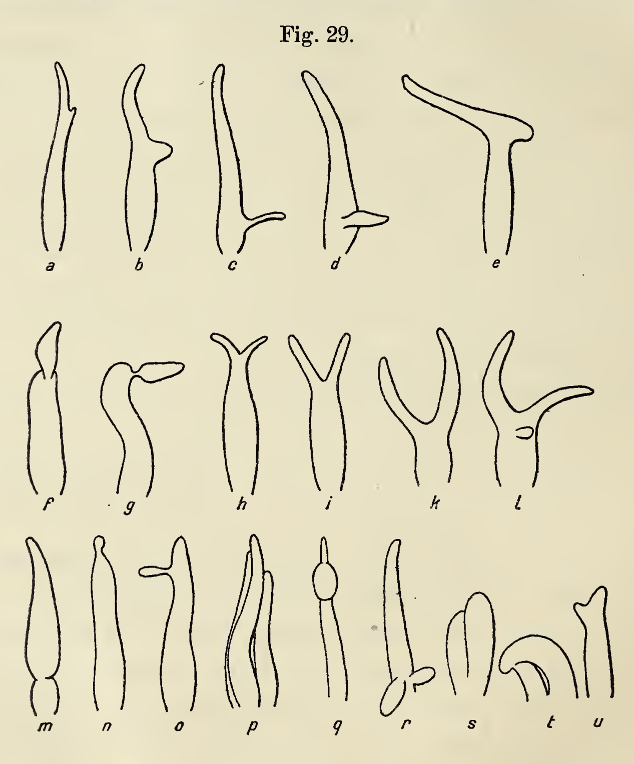
Meines Wissens hat zuerst Carlgren auf diese gar nicht so selten vorkommende Tatsache aufmerksam gemacht. Er beschreibt[1]) und zeichnet Tentakel, die auf einer gemeinsamen Basis zwei Spitzen tragen. (Studien über Regenerations- und Regulationsersch. 1904, Taf. 1, 2.)

Die auf unserer Fig. 29*a*—*u* gegebene Zusammenstellung bietet eine noch reichere Formenfülle. Fig. *a* zeigt einen langgestreckten Tentakel, der an seinem oberen Drittel einen winzigen Seitensproß trägt. Bei andern Formen ist dieser Sproß länger und in manchen Fällen auch stärker ausgebildet. Er kann in jeder Höhe des Tentakels stehen. So haben wir in Fig. *b* einen Seitenast, der zwar verhältnismäßig kurz, aber so stark ist, wie der obere Teil eines normalen Tentakels. Er steht etwa in der Mitte. Bei Fig. *c* und Fig. *d* rückt dann der Sproß nahe an die Basis heran. In Fig. *c* ist er verhältnismäßig schlank, in Fig. *d* etwas dicker. In Fig. *e* tritt uns ein sehr merkwürdiger Fall entgegen. Die Basis ist ein bis auf seinen oberen Teil gut ausgebildeter Fangarm, über dessen Spitze sich quer ein anderer vollständiger Tentakel legt. Sein unterer Teil hat sich von der Unterlage abgelöst und dann geschlossen. Seine Unterstützung liegt nicht in der Mitte, sondern mehr nach der

[1]) Carlgren, Studien usw. 1904, S. 15.

Basis hin. Diese beiden so sonderbar miteinander verbundenen Tentakel sind fast gleich in Größe und Stärke. Fig. *f* und Fig. *g* stellen einen Tentakel in zwei verschiedenen Stellungen vor. Diese Form läßt sich in zweierlei Weise auffassen. Man kann sie als einen einzigen Tentakel betrachten, der in seinem oberen Viertel eine enge Einschnürung zeigt. Nur liegt diese nicht genau an der Spitze, sondern hat sich mehr nach der Seite herabgezogen. Andernteils kann man diese Tentakelform deuten als zusammengesetzt aus zwei Ten-

Fig. 29.



takeln. Der untere ist plump und ermangelt einer Spitze. Oben endet er in einer flachen Wölbung. Nahe dem oberen Ende setzt sich seitlich ein zweiter und kleinerer, aber verhältnismäßig starker Tentakel an, der nur durch einen engen Verbindungsgang mit seinem Träger zusammenhängt. Die folgende Gruppe enthält Tentakel, die gespalten erscheinen. In diese Gruppe gehören die von Carlgren beschriebenen und gezeichneten Formen. In Fig. *h* und Fig. *i* bildet ein in der Mitte anschwellender und nach oben und unten zu abnehmender Stumpf die Grundlage. Oben geht er in zwei nahezu gleiche Spitzen über. Bei Fig. *h* ist der Trennungseinschnitt nicht

sehr tief, in Fig. *i* reicht er bis zum Beginn des oberen Drittels. Fig. *k* und Fig. *l* lassen sich auch als Tentakel auffassen, die in ihrer oberen Hälfte getrennt sind. Ein verhältnismäßig dicker Stamm bildet die Basis. Die obere Hälfte, oder noch mehr, wird von den beiden Spitzen eingenommen, die sich bei Fig. *k* gegeneinander, bei Fig. *l* nach einer Richtung hin krümmen. Die beiden Zeichnungen zeigen eine gewisse Ruhelage der Tentakel, und es ist nicht ausgeschlossen, daß sich durch Dehnung oder Zusammenziehung die Gestalt etwas verändern kann. Zu bemerken ist, daß eine von den Spitzen ein wenig größer ist als die andere. In Fig. *l* tritt ein dritter kleiner Zweig hinzu, der sich an dem Stamm in einem kleinen Abstande von der Einmündungsstelle der beiden größeren Zweige ansetzt. Der Tentakel ist dadurch oben dreiteilig geworden. Fig. *m* stellt einen im allgemeinen normalen Tentakel dar. Nur zeigt dieser nach der Basis hin eine tiefgreifende ringförmige Einschnürung, die dauernden Bestand hat. Fig. *n* läßt sich auffassen als Tentakel mit einer Einschnürung in seiner Spitze. Nur ist dann zu bemerken, daß die Spitze nicht deutlich ausgeprägt, sondern knopfförmig abgesetzt ist. Unter dem Knopfe ist die Tentakelspitze besser ausgebildet, so daß man diese Form auch als einen Tentakel betrachten könnte, der von einem andern Tentakel nur einen Teil, vermutlich dessen Spitze, an sich gerissen hat. Fig. *o* wäre ein normaler Tentakel, wenn nicht von seinem oberen Teile rechtwinklig ein Zweig ausstrahlte, der an seiner Basis eingezogen, nach der Spitze hin dagegen keulenförmig verdickt ist. In Fig. *q* kommen im Gegensatze zu den oben beschriebenen Einschnürungen blasenförmige Ausdehnungen an bestimmten Stellen des Tentakels — hier mehr nach der Spitze zu — vor, die, wie die Einschnürungen, nicht vorübergehend sind, sondern Bestand haben. Die Blase hat die Form eines Ellipsoides. Der Tentakel Fig. *p* hat unweit von seiner Basis zwei kurze, plumpe Zweige, von denen der eine etwas größer ist als der andere. Fig. *v* [1]) zeigt wieder einen dreiteiligen Tentakel. Nur ist hier die Basis gewaltig dick und zylinderförmig. Oben treten drei wohlausgebildete Fangarme hervor, von denen der mittlere etwas größer ist als seine beiden Nachbarn. Der Tentakel Fig. *w* trägt einen dicken Zweig in der mittleren Höhe. Es ist bemerkenswert, daß ein schwarzer Streifen, wahrscheinlich eine Pigmentschicht, sich auch in diesen Zweig hinein erstreckt. In Fig. *x* hat der Doppeltentakel die Form eines doppelten Hakens auf einer gemeinsamen Basis.

[1]) Die Figuren *v*, *w*, *x* sind hier nicht abgebildet.

Es tritt nun die Frage an uns heran, wie diese monströsen Tentakelformen entstanden seien. Bei verschiedenen Spezies der Gattung *Hydra* sind derartige abnormale Verhältnisse schon länger bekannt. W. Koelitz findet z. B. bei einer *Hydra polypus* mit 6 Tentakeln eines Tages einen Tentakel umgebogen und mit der Spitze wieder angewachsen. Er durchschneidet ihn und bemerkt, daß der transplantierte Tentakel nicht resorbiert wird, sondern die Reduktion auf die Sechszahl auf eine andere Weise zustande kommt. Zwei andere Tentakel verschmelzen nämlich von der Basis her miteinander. Rand findet bei *H. fusca* einen verzweigten Tentakel und bemerkt, daß der Zweig langsam nach der Spitze rückt und dort nach 5 Tagen verschwindet. Parke beobachtet bei *H. viridis* mehrere derartige Fälle. Besonders möge der hervorgehoben werden: Zwei Tentakel kreuzen sich und verwachsen miteinander. Der eine reißt unter der Verwachsungsstelle ab, und so entsteht ein Tentakel mit einem Zweige. Oder ein anderer Fall, den Parke mitteilt: Zwei Tentakel verwachsen an der Kreuzungsstelle. Beide Spitzen werden resorbiert, so daß die beiden Tentakelstümpfe eine Brücke bilden. Der Zusammenhang wird gelöst und zwei normale Tentakel sind wieder vorhanden. Koelitz beobachtete 40 Fälle von Verschmelzung der Tentakel von der Basis her. Browne teilt mit, daß sich drei Tentakel von der Basis her vereinigen.

Wir kommen nun zu der Entstehung von monströsen Tentakelformen bei *Actinoloba*. Nach Bohn kann eine Spaltung der Tentakel bei der Teilung des ganzen Tieres eintreten. Ein Tentakel mit einem Zweige könnte demnach betrachtet werden als ein Tentakel, in dessen Teilung ein Stillstand eingetreten ist. Auch aus einer Angabe Carlgrens läßt sich ein derartiger Schluß ziehen. Wie wir wissen, hält dieser Autor für gewisse Fälle an einer Entstehung der Doppelformen von *Actinoloba* durch Teilung fest[1]). Als Kriterium für die Teilungserscheinung gilt ihm die Tatsache, daß zwei Tentakel nebeneinander über einem Endocoel stehen. Die Tentakel müssen also durch Teilung eines einzigen entstanden sein. Ein Anhalten in der Teilung hätte dann die Entstehung eines monströsen Tentakels im Gefolge. Carlgren zieht aber diesen Schluß nicht, sondern stellt eine ganz andere Theorie auf. Er meint, daß derartige Auswüchse an Tentakeln die Folge von Verletzungen seien[2]). Er geht von der Beob-

[1]) 1904, S. 80, Fig. 22.

[2]) Carlgren, 1904, S. 15.

achtung aus, daß geschlossene Lazerationsstücke einen außerordentlichen Flüssigkeitsdruck in ihrem Innern aufwiesen. Wurden sie angestochen, so spritzte die Flüssigkeit heraus. Wird nun einer von den ersten Tentakeln verletzt, so tritt zunächst diese Explosion ein, dann aber sucht das Tier den Schaden wieder zu heilen. Es bildet sich eine Membran, die aber, weil sie dünner ist als die umgebende Tentakelwand, durch den wieder auftretenden inneren Flüssigkeitsdruck immer weiter nach außen gedrängt wird und sich so zu einem Zweige auswächst. Carlgren suchte diese Theorie auch auf experimentellem Wege wahrscheinlich zu machen, indem er kleinere Lazerationsstückchen anstach. Er hatte aber keinen Erfolg.

An experimentelle Untersuchungen darüber, ob sich auf dem von Carlgren angegebenen Wege Resultate erzielen lassen, bin ich nicht herangetreten, weil mir der Ausgang zu zweifelhaft erschien. Es muß in Betracht gezogen werden, daß zu der Zeit, in der die ersten Tentakel entstehen, vielleicht schon der Ösophagus ausgebildet ist[1]. Der innere Flüssigkeitsdruck wird dann durch dieses Ventilationsrohr aufgehoben. Bringt man einen Stich in der Körperwand an, und zwar zu einer Zeit, in der ein Ösophagus noch nicht vorhanden ist, so wird man später, wenn wirklich verzweigte Tentakel entstehen sollten, noch nicht behaupten können, daß diese durch die vorausgehende Verletzung hervorgerufen wurden. Es gibt noch einen dritten und sehr wichtigen Grund gegen diese Theorie. Betrachten wir einen Tentakel, wie ihn unsere Fig. *e* vorstellt, so können wir kaum glauben, daß eine derartige Tentakelform, nämlich ein normaler Tentakel mit einem quer darüberliegenden abgerissenen, durch eine Verletzung entstehen könne. Ich hatte um so weniger Anlaß, auf diese Experimente einzugehen, da sich mir durch einen Zufall eine andere Perspektive auftat. Ich denke an das schon bei der Tentakelentstehung behandelte Lazerationsstück. Es stand zunächst mit dem Muttertiere durch einen Strang in Verbindung. Die Wasserschüssel wurde umgeworfen, und der Strang zerriß an der punktierten Stelle. Bei der folgenden Regeneration zeigte sich bald, daß sich zwei Tentakel aus dem Mauerblatte heraushoben, die zunächst an der Spitze verbunden waren. Der eine wurde größer, und seine Spitze wuchs über die Verbindungsstelle hinaus, so daß sich der andere und kleinere etwas weiter unten ansetzte (Fig. 12). Durch Dehnungen des

[1] Carlgren, 1904, S. 15 sagt: »Die Mundöffnung bricht erst ziemlich spät nach der Entstehung verschiedener Tentakel durch.« Die Sache muß noch einmal nachgeprüft werden.

ganzen Tieres wurde dann die Verbindung der beiden langsam gelöst, und der kleinere Tentakel verschwand nach und nach im Mauerblatte. Er war also sicher kein eigentlicher Fangarm gewesen, sondern nur ein herausgedehntes Stück des Mauerblattes. Die Lösung erfolgte so, daß die Vernarbung normal vor sich ging und infolgedessen der ganze Tentakel normal ausgebildet wurde. Es war aber auch der Fall denkbar, daß die Losreißung nicht an der oberen Stelle des kleinen Tentakels erfolgte, sondern weiter unten, und dann hätten wir einen großen Tentakel gehabt, der in seinem oberen Drittel einen kleinen Zweig trug.

Bis hierher blieb diese Annahme immer noch eine Theorie, die sich zwar auf gute Gründe stützte, aber noch lange nicht eine für die Wissenschaft genügende Fundamentierung hatte. Es war mir jedoch ein Jahr später möglich, einen noch mehr bindenden Beweis für die Entstehungsart der monströsen Tentakel bei *Actinoloba* zu liefern.

Mir war schon oft aufgefallen, daß einige Tentakel in ihrem oberen Teile miteinander verwachsen waren. So stellt Fig. 29*p* drei nur oben zusammengewachsene Tentakel dar. Bei Reizung ziehen sie sich gemeinsam ein und strecken sich auch gemeinsam langsam aus. Der mittlere Tentakel hat nur insofern eine freiere Beweglichkeit, als er sich über die Spitzen der beiden Enden etwas hinausstrecken kann. Andere verwachsene Tentakel, die mir bei Beobachtungen zu Gesicht kamen, sind nicht aufgezeichnet worden. Den Beweis lieferte erst später ein Tier, das zwei von oben bis unten vollständig verwachsene Tentakelpaare hatte. Das eine von ihnen ist in Fig. *s* dargestellt. Der eine Tentakel reicht mit seiner Spitze etwas über den andern hinaus. Die Beobachtungen konnten nur in weit voneinander liegenden Zeiträumen gemacht werden. Da zeigte sich in reichlich 2 Wochen, daß die früher sehr fest miteinander verwachsenen Tentakelpaare sich in ihrem unteren Teile voneinander gelöst hatten und so den schon früher beobachteten verwachsenen Tentakeln glichen. Es trat dann eine Spannungserscheinung zwischen ihnen auf, die sich dadurch kennzeichnete, daß der größere Tentakel einen Bogen beschrieb und von dem kleineren Tentakel nach unten gezogen wurde (Fig. *t*). Seine Spitze ragte etwas über den kleineren hinaus. Bei einer späteren Durchsicht zeigte sich dann, daß die beiden Tentakel sich vollständig voneinander freigemacht hatten, aber so, daß der größere an der Stelle, wo er mit dem kleinen in Verbindung gestanden hatte, einen Zweig aufwies (Fig. *u*). Da vorher

durch genaue Prüfung kein derartiger, verzweigter Tentakel gefunden werden konnte, so mußte dieser durch die Lösung der vorher verwachsenen Tentakel entstanden sein. Der Vorgang wurde nicht in allen Einzelheiten verfolgt, wird aber derselbe gewesen sein, wie wir ihn bei dem Lazerationsstücke beobachteten. Es konnte nicht festgestellt werden, ob der kleinere Tentakel als solcher bestehen blieb oder sich wieder in die Mundscheibe zurückgezogen hatte. Einige kleine Tentakel standen in unmittelbarer Nähe des größeren, aber es konnte an ihnen keine vernarbte Lösungsstelle wahrgenommen werden. Das andere, auch in seinem früheren Stadium vollständig verwachsene Tentakelpaar wurde nicht weiter verfolgt und hat sich sicher so voneinander gelöst, daß aus ihm zwei normale Tentakel entstanden.

Von diesem Gesichtspunkte aus lassen sich auch die verschiedenen Tentakelformen erklären, die auf den ersten Augenblick eine außerordentliche Mannigfaltigkeit zeigen und auch zum Teil durch die Carlgrensche Theorie nicht erklärt werden können. Der merkwürdig gestaltete Tentakel in Fig. *e* ist leicht zu erklären, wenn man annimmt, daß ursprünglich beide Bestandteile je einen Tentakel bildeten, der mit der Mundscheibe in fester Verbindung war. Die Spitze des einen hing an der Wand des andern Tentakels fest. Durch starke Spannung wurde dann der eine von der Mundscheibe abgezogen und von dem andern in die Höhe gehoben. Seine Basis schloß sich bald, so daß er durch den inneren Wasserdruck ausgedehnt werden konnte. In ähnlicher Weise lassen sich auch die Tentakel in Fig. *f*, *g* und *n* interpretieren.

Es ist von anderer Seite die Vermutung ausgesprochen worden, daß die Seitenäste in späterer Zeit verschwinden[1]). Daß ein Hinaufrücken des Astes nach der Spitze hin und eine Verschmelzung mit dieser erfolgt, wie bei *Hydra*, ist unwahrscheinlich. Auch bei größeren Tieren wurden noch verzweigte Tentakel bemerkt. Sie gehörten dann gewöhnlich einem der innersten Zyklen an. Daraus ist zu schließen, daß sie schon im frühen Lebensalter des Tieres entstanden und sich bis jetzt erhalten haben. Es wäre aber wahrscheinlich, daß der Zweig in späterer Zeit nicht in demselben Maße wächst wie der Hauptstamm des Tentakels. Auf diese Weise könnten die Größenverhältnisse zwischen beiden Teilen sehr zu ungunsten des Zweiges verschoben werden.

---

[1]) Carlgren, 1904, beobachtete Zweigchen von *Sagartia viduata*, die während der weiteren Entwicklung des Tieres verschwanden.

Im Zusammenhange mit diesen abnormalen Tentakeln soll noch eine Tentakelform besprochen werden, die erst durch äußere Einflüsse abnormal geworden ist. Ich hatte kleine lebende Tiere mit Neutralrot gefärbt, um die Bildung neuer Tentakel zu studieren, was in dieser Form aber nicht gelang. Doch wurde dabei eine andere Beobachtung gemacht. Wahrscheinlich durch die starke Färbung veranlaßt, zogen sich die Tentakel etwas zusammen und zeigten eine Menge von ringförmigen Wülsten, die durch andere, mehr schräg verlaufende Wülste verbunden waren (Figur 30). Ein solcher Tentakel erinnert sehr an eine Tentakelform, die von FERDINAND PAX in seiner Arbeit: Studien an westindischen Aktinien beschrieben und gezeichnet worden ist, und zwar von *Aiptasia lucida* S. 202, *Aiptasia tagetes* S. 205 und *Aiptasia annulata* S. 207. Die Tentakel werden als normal beschrieben und die wulstförmigen Verdickungen als Nesselleisten bezeichnet. Ob das richtig ist, oder nicht, kann hier nicht beurteilt werden. Aber diese kurze Notiz möchte dazu anregen, die Untersuchung noch einmal von diesem Gesichtspunkte aus vorzunehmen.

Fig. 30.



8. Über Richtungssepten, verbundene Septen, Schlundrinnen und Lippenwülste bei Actinoloba dianthus.

Ein wichtiges Problem, das noch nicht gelöst ist und auch hier nicht gelöst werden kann, ist die Frage nach Entstehung und Funktion der Richtungsseptenpaare. Eine einfache und einleuchtende Erklärung dazu gibt FAUROT[1]). Er sagt, daß sich Paare zunächst als zusammenhängende Bögen aus dem Mauerblatte herausheben und sich erst während des Wachstums in Septen aufteilen. Auf einem idealen Durchschnitte durch einen Embryo stehen die Septenbögen übereinander, wie Teilstücke von konzentrischen Kreisen, deren Mittelpunkt in dem Binnenraume des Richtungsseptenpaares liegt. Die Muskelfahnen nehmen die Außenseite jedes Bogens ein. Wird dieser aufgelöst, so bleibt jederseits eine Septe stehen, die ihre Muskelfahne von dem Mittelpunkte abwendet. Aus dem kleinsten Bogen entsteht das Richtungsseptenpaar. Später wird jede einzeln stehende Septe durch eine neu auftretende zu einem nichtdirektiven Septen-

[1]) 1903.

paare ergänzt. Die Teilstücke des kleinsten Bogens stehen schon so nahe beisammen, daß sie bereits ein Paar bilden, das nun im Gegensatze zu den andern abgewendete Muskelfahnen hat.

Faurot basiert seine Theorie auf die Tatsache, daß vielfach verbundene Septen vorkommen. Doch diese verbundenen Septenpaare sind im Vergleich mit den getrennten in sehr geringer Anzahl vorhanden, so daß die Theorie erst noch durch weitere Untersuchungen gefestigt werden muß, ehe sie ohne Bedenken angenommen werden kann. Eine Schwierigkeit für diese Erklärungsweise liegt jetzt noch in der Stellung der Muskelfahnen. Bei dem Entstehen der ersten zwölf Septen »par couple« liegen die Muskelfahnen auf den Außenseiten der Bögen. Darauf müßte aber sofort ein Umschlag erfolgen. Werden nach dem Zwölferstadium die Septen »par paire« angelegt, also unmittelbar nebeneinander, so ist vorauszusetzen, daß die Muskelfahnen dann auf einmal auf der inneren Seite des Bogens ihre Entstehung nehmen müssen. Sogleich würde nach den inneren Ursachen dieser Veränderung gefragt werden.

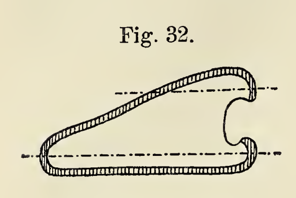
Fig. 31.



Die Annahme Faurots mag richtig sein oder nicht, die Tatsache bleibt bestehen, daß verbundene Septen auftreten können. Wenn aber Faurot diese in einem äußerenEnde der Planula sucht, so liegt die Gefahr einer Täuschung nahe. Betrachten wir die Fig. 31. Sie zeigt einen Querschnitt, der aus der Nähe der Fußscheibenregion eines ausgebildeten Tieres stammt. Die Septen scheinen verbunden, sind es in Wahrheit aber nicht. Das Bild entstand dadurch daß sich die Fußscheibe an dieser Stelle kuppelförmig in den Körperhohlraum eingestülpt hat. Der Schnitt trifft zunächst das Septenpaar in seinem unteren Teile, geht dann in das Mesoderm der Fußscheibe hinein, und so ist eine mesodermale Verbindung der beiden Septen hergestellt. Dann geht der Schnitt noch tiefer und durchquert das emporgehobene Ektoderm der Fußscheibe, geht wieder in das Fußscheibenmesoderm hinein und durchschneidet innen wieder den unteren Teil von einer Septe oder von allen beiden. Derartige kleine Unregelmäßigkeiten kommen bei der Fußscheibe öfter vor, sind aber auch bei dem Mauerblatte nicht ausgeschlossen. Es wird dann eine Verbindung von Septen vorgetäuscht, die in Wahrheit nicht vorhanden ist. Die Gefahr dieser Täuschung ist dann groß, wenn man die verbundenen Septen in einem äußeren Ende des Körpers sucht, es sei im oralen oder im aboralen.

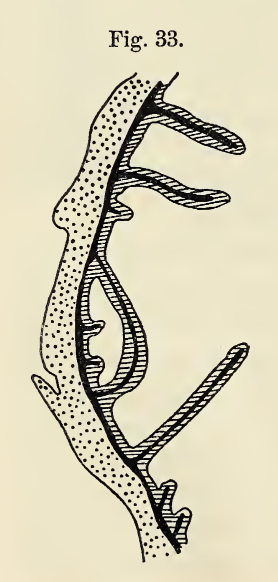
Verwachsene Septen können noch auf eine andere Art vorgetäuscht werden. Nehmen wir an, wir schneiden mit einem scharfen Messer ein Stück von dem Rande der Fußscheibe ab. Wir müssen dabei sicher einige Septen durchschneiden. Die in dem Stücke enthaltenen Septenfragmente reichen also genau bis an die Schnittebene. Nun beginnen Mauerblatt und Fußscheibe sich über die Wunde hinwegzuziehen. Die Septe wird so umgebogen, wie es im Schema Fig. 32 gezeigt ist. Legt man nun Schnitte etwa in der Ebene der punktierten Linien durch das Stück, so bekommt man eine Septe, die von der einen Mauerblattseite bis zu der gegenüberliegenden Mauerblattseite reicht. Sie kann dann irrtümlich als ein Paar von Septen aufgefaßt werden, das miteinander in Verbindung steht.

Fig. 32.



Trotz dieser Ausnahmen bleibt eine große Zahl von Fällen übrig, wo die Septenverbindung nicht auf derartige Ursachen zurückzuführen ist[1]). Ein Beispiel dafür gibt die Fig. 33. Das linke Septum eines größeren Paares steht in Verbindung mit dem rechten Septum eines kleineren Paares. Der geschlossene Septenbogen greift also von einem Paare in das andere hinüber. Wiewohl also seine Muskelfahnen auf der Außenseite stehen, so kann er doch an der Bildung von nichtdirektiven Septenpaaren beteiligt sein.

Fig. 33.



Trotz dieses Befundes steht meines Erachtens die Theorie Faurots noch nicht fest genug, als daß sie als genügender Erklärungsgrund für diese verwachsenen Septen angesehen werden könne.

In diesem Zusammenhange soll noch eine andere merkwürdige Septenverbindung besprochen werden. Es handelt sich um drei Septen, die im unteren Teile eines Tieres noch nicht vorhanden sind, weiter oben auftreten, und von denen zwei im oberen Teile wieder verschwinden. In den mittleren Partien sind die beiden rechtsstehenden Septen miteinander verbunden. Das linke Septum steht allein.

[1]) Vgl. hierzu Carlgren, 1904, Studien usw. S. 35 (Textfig. 5).

Dann kommt eine Zone, in der das Mesoderm von allen drei Septen ineinander fließt. Weiter oben lösen sich die drei Septen wieder so, daß sie ein Paar und eine einzelne Septe bilden. Waren jedoch weiter unten die beiden rechten Septen verbunden, so sind jetzt die linken beiden miteinander verwachsen. Eine Erklärung für dieses sonderbare Verhalten kann hier noch nicht gegeben werden.

Jedem Richtungsseptenpaare entspricht äußerlich eine Schlundrinne oder Siphonoglyphe. Nach der Zahl und Stellung der Richtungsseptenpaare wird sich demnach auch die Zahl und Stellung der Siphonoglyphen richten. Die meisten Tiere haben ein Richtungsseptenpaar und eine Siphonoglyphe. In der Minderzahl sind schon die, die zwei Richtungsseptenpaare und zwei Siphonoglyphen haben. Unter den vielen durchgesehenen Tieren wurden nur drei gefunden, die drei Siphonoglyphen aufwiesen[1]). Es war auffällig, daß bei dem einen Tiere zwei von den Schlundrinnen recht nahe aneinander gerückt waren. Die andern Exemplare zeigten ähnliche Verhältnisse. Bei den Tieren, die zwei Siphonoglyphen haben, stehen diese meist einander gegenüber. Es kommen jedoch auch abnorme Verhältnisse vor, wo die Schlundrinnen sich mehr oder weniger annähern[2]). Über die Entstehung derartiger Unterschiede in Zahl und Anordnung der Siphonoglyphen hat Carlgren gehandelt, und wir begnügen uns hier damit, auf die Abhandlung: Studien über Regenerations- und Regulationserscheinungen usw. hinzuweisen.

Eigenartige Verhältnisse zeigen sich auch bei den erhöhten Streifen, die aus dem Schlundrohre auf die Mundscheibe heraustreten, oft durch ihre Färbung auffallen, und die wir als Lippenwülste bezeichnet haben. Sie breiten sich sternförmig auf der Mundscheibe aus. Nach ihrem äußeren Ende oder auch nach der Tiefe des Schlundrohres hin können sie sich in zwei oder mehrere Stränge spalten, können in ihrem Verlaufe mehrmals unterbrochen werden, so daß sie sich in Reihen knopfförmiger Verdickungen auflösen und können auch eine engmäandrische Struktur annehmen. Vielfach treten zwischen den langen Lippenwülsten kleinere auf, besonders in dem

---

[1]) Vgl. Parker, 1897, S. 260—261.

Zur Erklärung vgl. Parker, 1897, S. 267—268; Carlgren, Studien usw. 1904, S. 72; Hahn, 1905: Triglyphe Polypen entstehen 1) wenn ein Stück, das schon ein Richtungsseptenpaar enthält, zwei Neubildungszonen anlegt, 2) durch Lazeration eines diglyphischen Polypen, der in der Regenerationszone eine neue dritte Siphonoglyphe bildet; Carlgren, Ergänzende Untersuchungen, S. 26.

[2]) Vgl. Carlgren, 1893, S. 104.

äußeren Ausbreitungsbezirke auf der Mundscheibe. Ob sich diese vereinzelten knopf- oder wulstförmigen Verdickungen erst von den Wülsten abspalten, oder ob sie eine selbständige Entstehung nehmen, ist nicht untersucht worden. Eingehender wurde die Frage beleuchtet, ob die Wülste genau über den Septenanheftungen stehen, oder ob sie die Zwischenräume markieren. Die Frage ist nicht so leicht zu beantworten und ist auch schon verschiedenartig beantwortet worden. Zunächst könnte man daran denken, daß die Septen einen Zug ausüben und so das Schlundrohr an ihren Ansatzstellen nach außen ziehen, so daß eine jede Septenanheftung durch eine rinnenförmige Einsenkung des Schlundrohres markiert wäre. Schnitte belehren uns aber bald, daß die Annahme falsch ist. Man könnte vielmehr die Wülste als eine Art äußerer Septen auffassen, die vom Schlundrohrrande in dessen Lumen hineinstrahlen. Nach Schnitten hofft man nun entscheiden zu können, ob die Ösophagussepten den inneren Septen genau gegenüber stehen. Je nach der Stelle, die man gerade in das Auge faßt, muß man die Frage einmal mit Ja, das andere Mal mit Nein beantworten. Oft stehen sich die Septen genau gegenüber, oft wieder nicht. Wenn ich eine Meinung dazu äußern soll, so möchte ich die Sache nicht nach einzelnen Querschnitten entscheiden, sondern mich darauf stützen, welchen Eindruck man gewinnt, wenn man ein größeres Tier aufschneidet und den Verlauf der Wülste mit dem der Septen vergleicht. Da glaube ich annehmen zu dürfen, daß im allgemeinen die Wülste den Septen gegenüber stehen. Das schließt nicht aus, daß mancherlei Verschiebungen und Spaltungen eingetreten sind.

Wenn man nun den zierlichen Stern von Lippenwülsten auf dem inneren Teile der Mundscheibe betrachtet, so dürfte man einerseits geneigt sein, ihn als Mundscheibenteil anzusprechen. Vergegenwärtigt man sich andernteils den Verlauf der Lippenwülste, so müßte er als der obere Teil des Ösophagus angesehen werden. Rein histologisch läßt sich die Frage schwer entscheiden, weil »die radialen Muskelfaserzüge der Mundscheibe in der Umgebung der Mundlippen in der Weise enden, daß einzelne längere Bündel in den Gruben zwischen je zwei Lippenhöckern noch eine Strecke weit auf das Schlundrohr übertreten« (Hertwig). Ich möchte die Frage auf Grund einer andern Beobachtung beantworten. Um zu sehen, ob die Richtungssepten das Schlundrohr in die Breite ziehen, wurden sie verletzt. Ich schnitt zunächst das Tier von der Mitte aus in radialer Richtung durch, und zwar so, daß ich mit einem feinen Messer in dem wenig

empfindlichen Schlundrohre hinabfuhr und dann einen Schnitt ausführte, der durch das Binnenfach des Richtungsseptenpaares ging. Die Richtungssepten sind sicher dabei verletzt worden. Das Tier wuchs wieder zusammen, aber die Schlundrohröffnung hatte eine andere Gestalt angenommen. Sie war rund geworden, ein Zeichen dafür, daß der Zug der Richtungssepten aufgehört hatte. Bei einem andern Exemplar wurden nur die Richtungssepten verletzt, und zwar in der Weise, daß ich die beiden Septen quer durchschnitt. Auch hier nahm die oben schlitzförmig gestaltete Schlundrohröffnung mit der Zeit eine runde Gestalt an. Dann trat aber ein merkwürdiger Vorgang ein, der uns auf die vorige Frage zurückführt. Die früher stark markierten Teile der äußeren Lippenwülste schrumpften mehr und mehr, so daß sie später nur bei genauem Hinsehen wahrzunehmen waren. Der etwas weiter nach unten liegende Teil des Schlundrohres war in der Regel fest zusammengepreßt, daß er nur einen schmalen Spalt freiließ. In dem Maße, wie die äußeren Teile der Lippenwülste schrumpften, hob sich dieser innere Teil des Schlundrohres empor und fing an, auf die Mundscheibe überzutreten. Der Vorgang konnte leider nicht bis zu Ende verfolgt werden, da die Tiere starben. Er nahm aber verhältnismäßig lange Zeit, fast $^1/_2$ Jahr in Anspruch. Gehören die Lippenwülste zum Schlundrohre oder zu der Mundscheibe? Urteilen wir nach dem beschriebenen Vorgange, daß der Ösophagus sich gleichsam auf die Mundscheibe ausstülpt, so müssen wir das ganze Bereich der Lippenwülste noch zur Ösophagusregion rechnen. Soweit meine Beobachtungen bei jungen Tieren reichen, scheint sich auch hier das gleiche zu wiederholen. Sehr junge Tiere haben noch keinen Kranz von Lippenwülsten auf der Mundscheibe, wohl aber lassen sich solche im Ösophagus nachweisen. Einige Beobachtungen machen es wahrscheinlich, daß nach und nach der obere Teil der Wülste auf die Mundscheibe heraustritt und hier den zierlichen Stern bildet.

9. Beiträge zur Frage über Polyparium ambulans.

Polyparium ambulans ist ein Organismus, der erst in den letzten Jahrzehnten entdeckt und beschrieben wurde. Daß dieses Objekt in Naturforscherkreisen größtes Interesse erregte, darauf weist schon die Tatsache hin, daß es in höchstens drei Fällen beobachtet, in mindestens doppelt so viel Arbeiten aber behandelt wurde. Die Literatur ist zusammengestellt und besprochen bei Pax. Über die äußere Ge-

stalt unterrichtet Taf. XXVII bei demselben Autor; die Anatomie und Histologie ist beschrieben und gezeichnet von seinem Entdecker KOROTNEFF. Wir können uns daher an diesem Orte darauf beschränken, die innere und äußere Struktur kurz zu beschreiben und auf die Theorien über seine Entstehung hinzuweisen. *Polyparium ambulans* hat einen langgestreckten, bandförmigen Körper. Die gewölbte Oberseite trägt kegelförmige Erhebungen mit Öffnungen am oberen Ende. Die Fußscheibe ist flach und nach der Beschreibung von KOROTNEFF mit Warzen bedeckt, nach der Mitteilung von PAX dagegen glatt. An einem Seitenrande zeigt sich eine Wulst. Den von KOROTNEFF als Einzelpolypen aufgefaßten kegelförmigen Erhebungen fehlen Septen, Schlundrohr und Tentakel vollständig. Der Binnenraum jeder Erhebung mündet in eine durch zwei querliegende Scheidewände gebildete Kammer, so daß das ganze Tier bzw. der Tierstock quergekammert erscheint. Der histologische Bau ist genau der einer Aktinie. Ein Mund für das ganze Tier fehlt. Das *Polyparium* kann sich bewegen. Über sein Wesen, bzw. über seinen Ursprung sind bis jetzt drei Theorien aufgestellt worden. KOROTNEFF und nach ihm PERRIER betrachten es als eine Anthozoenkolonie. Dann wären die erwähnten Erhebungen Einzelpolypen ohne Septen, ohne Schlundrohr und ohne Tentakel. Die zweite Theorie, die durch HAACKE, DELAGE und HÉROUARD vertreten wird, betrachtet das *Polyparium* als eine in eigenartiger Weise umgebildete bilaterale Aktinie. Gegen diese Auffassung wird ein wichtiger Faktor ins Feld geführt. Ein vertikaler Querschnitt durch das Tier müßte den Sphinkter zweimal treffen. Auf den Schnitten zeigt er sich jedoch nur einmal. Die dritte und jetzt allgemein angenommene Theorie wird durch EHLERS, CARLGREN und PAX vertreten. Diese Autoren betrachten das *Polyparium* nicht als ein vollständiges Tier, sondern nur als das Fragment einer Aktinie, von der sich ein Teil der Mundscheibe mit den darauf sitzenden Tentakeln, das entsprechende Stück des Sphinkters und ein Teil des angrenzenden Mauerblattes abgelöst haben. Die Wunde hat sich unten geschlossen. So ist ein langgestrecktes Individuum zustande gekommen, das noch eine gewisse Eigenbewegung beibehalten hat, das auch noch einige Zeit am Leben bleiben kann, aber doch schließlich zugrunde gehen muß. Das Exemplar von KOROTNEFF hatte eine Länge von 7 cm, eine Breite von 25 mm und eine Dicke von 8 mm. Demgegenüber war das von PAX untersuchte und aus dem Hamburger Museum stammende Exemplar bedeutend größer. Es war 36 cm lang und hatte einen Umfang von $5^1/_2$ cm.

Soll nun dieses *Polyparium ambulans* als ein abgelöster Teil von der Mundscheibe einer Aktinie aufgefaßt werden, so hat diese Annahme zur Voraussetzung, daß die Aktinie einen bedeutenden Umfang gehabt haben muß. Man glaubt, daß es eine *Stoichactis*-Art gewesen sei. Als dritter hat Carlgren in dem Reichsmuseum zu Stockholm ein gekrümmtes Stückchen einer *Stoichactis* gefunden, das jedoch noch nicht die Körperwand mit der Mundscheibe zusammengelötet hatte.

Wenn jetzt bei den Studien über *Actinoloba* auch die Frage über *Polyparium ambulans* herbeigezogen wird, so geschieht das, weil auch bei unserer Aktinie Verhältnisse beobachtet wurden, die in dieses Gebiet gehören.

Fig. 34.



Schon früher hatte ich die Erfahrung gemacht, daß Tiere vorkamen, deren Tentakelkranz auf einer Seite merkwürdig dünn von Tentakeln besetzt war, während diese auf andern Seiten sehr eng standen. Es hatte zunächst den Anschein, als ob diese Eigentümlichkeit eine Folgeerscheinung der Regeneration von abgerissenen Fußscheibenstücken sei. Wir haben ja in einem früheren Kapitel feststellen können, daß die Tentakelentwicklung auf der einen Seite der Mundscheibe sehr zurückbleiben kann. Aber diese Ansicht war hier höchst zweifelhaft, weil die erwähnten Tiere oft 200 Tentakel und mehr hatten. In diesem Stadium mußte schon lange ein Ausgleich im Tentakelwachstum erfolgt sein. Da wurde bei einer *Actinoloba*, die ungefähr 200 Tentakel hatte, folgende Entdeckung gemacht. Am äußeren Rande des Tentakelkranzes, ungefähr in der Verlängerung der Richtungsebene, hing ein abgerissenes Stück der Aktinie (Fig. 34). Wie sich durch nähere Untersuchung zeigte, war es ein Teil der Mundscheibe mit einer größeren Zahl von Tentakeln. Es hatte sich schraubenförmig gerollt, trug eine glatte Fußscheibe auf der unteren und die erwähnten Tentakeln auf der oberen Seite.

Diese waren stark geschrumpft, da der innere Flüssigkeitsdruck in dem abgelösten Stücke zurückgegangen war. Allem Anschein nach war die Fußscheibe zustande gekommen, indem sich die Ränder der abgerissenen Mundscheibe unten wieder zusammengelötet hatten. Die Ablösung war seitlich von der Richtungsebene des Muttertieres erfolgt. Eine Wundöffnung war auch hier nicht wahrzunehmen. Die Mundscheibenwand hatte sich regeneriert, und es waren schon kleine Tentakel in Neubildung begriffen. Sie standen in drei Gruppen von je drei Tentakeln. Seitwärts von ihnen schienen nur die beiden inneren Zyklen von großen Tentakeln stehengeblieben zu sein. Die andern waren alle von dem abgerissenen Stücke mit weggenommen worden. Unter den großen Tentakeln des ersten inneren Zyklus war der mit einer tiefen, ringförmigen Einschnürung, den wir schon in einem Kapitel weiter oben behandelt haben. Diese Stelle bot mir zugleich Gelegenheit, einige Studien über die Tentakelentstehung zu machen. In einem früheren Kapitel wurde festgestellt, daß neue Tentakel hauptsächlich zu Paaren entstehen. Hier aber hatte jede Gruppe deren drei. Wir sahen schon bei der Besprechung der Tentakelentstehung, daß man einen Unterschied machen muß zwischen der Neubildung und der Ersatzbildung[1]). Bei der ersteren werden kurz vorher die Septen mit angelegt. Bei der letzteren sind aber die Septen schon vorhanden, und es kommt nur darauf an, über ihnen wieder Tentakel auszustülpen. Der mittlere von den Fangarmen entspricht sicher einem Binnenraume, seine Nachbarn gehören zu je einem Zwischenfache. — Die Aktinie wurde nicht abgetötet, weil die Weiterentwicklung verfolgt werden sollte. Die Beobachtung mußte einige Tage ausgesetzt werden, und als ich nach ungefähr einer Woche wieder nachsah, war das vom Tentakelkranze abgerissene Stück verschwunden. Nur die Nachbildung von Tentakeln zeigte rasche Fortschritte. Da eine anatomische Untersuchung des abgerissenen Stückes nicht möglich war, müssen wir uns damit begnügen, noch einmal hervorzuheben, wie das Stück im Innern ausgesehen haben könnte. Stellen wir uns vor, daß die Septen von der Peripherie nach dem Zentrum hin verlaufen, so konnte nur eine Querstellung der Septen möglich sein. Diese Anordnung gleicht der, die bei *Polyparium ambulans* festgestellt worden ist. Dazu haben wir auch noch die glatte Fußscheibe aus den zusammengewachsenen Mundscheiben- und Mauerblatträndern und die durch Verminderung

---

[1]) Diese Unterscheidung hat zunächst nur provisorische Geltung.

des Wasserdruckes geschrumpften Tentakel, also meiner Meinung nach ein kleines *Polyparium ambulans.* Es wand sich auch schraubenförmig auf, wie das beschriebene *Polyparium.* Ob es Eigenbewegung hatte, kann ich nicht sagen. Es ist aber möglich, weil schon abgeschnittene Tentakel allein durch die Bewegung der Cilien durch das Wasser schwimmen können. Ob das abgerissene Stück auch einen Teil des Sphinkters enthielt, weiß ich nicht.

Es könnte nun die Meinung auftreten, daß diese Abreißung nur ein Zufall gewesen sei, nur die Folgeerscheinung einer rein äußerlichen Verletzung. Auch EHLERS erklärt das *Polyparium* als durch äußere Eingriffe abgelöst, vielleicht durch den Biß eines Fisches oder das Abkneipen einer Krebsschere, und CARLGREN sagt: »daß *Polyparium* . . . . ein Stückchen einer Aktinie ist, das vielleicht durch äußere Eingriffe abgelöst ist, scheint mir ganz sicher zu sein«. Dem möchte aber die Tatsache widersprechen, daß später noch ein zweites Tier von ungefähr gleicher Größe gefunden wurde, welches auch im Begriffe war, ein kleines *Polyparium ambulans* zu bilden. Der Tentakelkranz mit der darunterliegenden Mundscheibe hatte sich wieder auf eine Strecke hin losgelöst, war aber auf beiden Seiten noch mit der Mundscheibe verwachsen. Alle Versuche, dieses abgelöste Stück in die Höhe zu heben, scheiterten; ein Beweis, daß die Verbindung beiderseits noch vorhanden war. Das Tier zeigte sich außerordentlich empfindlich. Es war schon hier der Anfang zu einer schraubenförmigen Aufrollung des Stückes vorhanden. Dieses hatte sich in seinem mittleren Teile herumgedreht, so daß seine Unterseite nach oben zu stehen kam. Die Tentakel waren infolgedessen zum großen Teil verdeckt. Unter dem *Polyparium* waren die Spitzen von einigen größeren Tentakeln sichtbar. Es schienen hier dieselben Verhältnisse vorzuliegen, wie im vorhergehenden Falle, wo die beiden inneren Kreise von großen Tentakeln bestehen geblieben waren. An der einen Seite des *Polypariums* stand ein sehr großer Tentakel, der sich oben teilte. Nach ungefähr einer Woche hatte ich ein Bild vor mir, das von dem vorher beschriebenen etwas abwich. Das *Polyparium* war nicht an der einen Seite losgerissen, sondern hatte sich in seiner Mitte geteilt, vielleicht durch den Druck von zwei darunterstehenden Tentakeln, die jetzt durch den Riß hervortraten. Einige andere größere Tentakel schienen noch unter den beiden Teilen des *Polypariums* versteckt zu sein. Jetzt zeigte sich deutlich, daß das abgelöste Stück auf zwei Seiten mit der Mundscheibe verwachsen war; denn die beiden Hälften des *Polypariums* blieben fest sitzen und

konnten von einem, der den Vorgang nicht verfolgt hatte, als zwei sehr große Tentakel aufgefaßt werden, die sich in eine Menge von kleinen Spitzen auflösen. Nach reichlich 2 Wochen bestanden diese Fortsätze immer noch. Nur die Tentakel waren noch mehr geschrumpft.

Überblicken wir am Schlusse noch einmal das, was uns diese Beobachtungen boten, so läßt sich erkennen, daß die abgelösten Stücke des Tentakelkranzes ihrer Struktur nach den für *Polyparium ambulans* beschriebenen Verhältnissen gleichen.

Hier wie dort haben wir einen bandförmigen Körper mit glatter Fußscheibe und auf der Oberfläche kleine Höcker, die in unserem Falle zurückgezogene Tentakel sind. Schraubenförmige Windungen treten auch bei unsern Stücken auf und die Querkammerung muß hier wie dort vorhanden sein. Nur in der Größe können sich unsere Stücke nicht mit den beschriebenen *Polyparien* messen. Die Abhandlung möchte darum den Anlaß geben, daß größere Aktinien daraufhin untersucht werden, ob sich ähnliche Vorgänge auch bei ihnen abspielen. In der Literatur finde ich eine sehr kurze Andeutung von Bohn über Autotomie, d. h. eine Tentakelabschnürung, die durch starke Belichtung hervorgerufen wurde. Ob es sich um einen Vorgang handelt, der dem von uns beschriebenen ähnlich ist, oder ob ein Vorgang gemeint ist, der sich mehr der von Carlgren beobachteten Tentakelabschnürung bei *Bolocera* nähert, kann aus dieser kurzen Andeutung nicht ersehen werden.

10. Zusammenfassung.

1) Bei lebhaftem Kriechen mit der Fußscheibe ist die Schnelligkeit der Bewegung auf 1 cm in der Stunde zu veranschlagen.

In außergewöhnlichen Fällen kann auch der Tentakelkranz als Bewegungswerkzeug dienen.

2) Der Umtriebsstrom im Innern bewegt sich am Ösophagus hinab, geht nach dem Mauerblatte hinüber und steigt an diesem in die Höhe, läuft im unteren Teile des Tentakels bis zu seiner Spitze und im oberen Teile wieder zurück, um dann unterhalb der Mundscheibe der Mittelachse des Tieres zuzueilen.

3) Die Schlundrohrbildung bei regenerierenden Lazerationsstücken erfolgt durch Einstülpung, nachdem zuvor die offene Wunde verheilt ist.

4) Die ungeschlechtliche Vermehrung schlägt folgenden Weg ein: Unweit der Fußscheibenperipherie entsteht ein Riß durch Fußscheibe

und Mauerblatt. Indem das Tier fortkriecht, zieht sich ein triangelförmiges Stück mit quergestellten Septen aus der Fußscheibe heraus. Bleiben seine beiden Stränge bestehen, so bildet sich ein Tier, das auf beiden Seiten mit dem Muttertiere in Verbindung steht. Reißt ein Strang durch, so rollt sich das Lazerationsstück. So entstehen Tiere, die mit dem Muttertiere durch einen Strang verbunden sind. Am häufigsten lösen sich beide Stränge sehr bald. Dann bilden sich isolierte Tiere.

5) Doppelindividuen entstehen, indem zwei Risse Fußscheibe und Mauerblatt durchbrechen, auf die Peripherie übergreifen, in der Mitte aber eine Verbindungsbrücke bestehen lassen. Das teilweise abgetrennte Lazerationsstück rollt sich dann auf zwei Seiten und bildet zwei Schlundrohre aus.

Die Verbindungsmembranen, die oft zwischen den Schlundrohren auftreten, sind als Septen anzusehen.

6) Bei der Tentakelentwicklung wechseln Perioden schnelleren Tentakelwachstums mit solchen ab, in denen die Neubildung langsam vorschreitet und dafür eine Differenzierung des Tentakelbestandes erfolgt.

Das von Lacaze-Duthiers aufgestellte Gesetz über die paarige Tentakelentstehung hat für die ungeschlechtliche Vermehrung nur unter der Voraussetzung Gültigkeit, daß ein Tentakel dem andern in Entstehung und Wachstum vorauseilen kann.

7) Die mannigfachen abnormen Tentakelformen sind in der Hauptsache von ursprünglich verwachsenen Tentakeln herzuleiten.

8) Regenerationserscheinungen stützen die Ansicht, daß die Lippenwülste auf der Mundscheibe dem Bereiche des Schlundrohres zugehören.

9) In zwei Fällen ließ sich bei *Actinoloba dianthus* die Bildung je eines kleinen *Polyparium ambulans* beobachten.

In dieser Arbeit sollte zunächst versucht werden, die verschiedenen Varianten und Abnormalitäten innerhalb der Spezies *Actinoloba dianthus* festzustellen und zu erklären. Sie waren in solcher Menge vorhanden, daß von einer hervortretenden Normalform kaum gesprochen werden kann. Zahl und Anordnung der Septen sowohl wie die der Siphonoglyphen unterlagen großen Schwankungen. Eine Fülle von abnormalen Tentakelformen trat auf. Dazu war die Ausbildung des Tentakelkranzes keine einheitliche. Der ganze Habitus

der Tierspezies bekam durch Ausbildung von Doppelformen eine tiefgreifende Veränderung.

Alle diese Erscheinungen erklärten sich nur aus der ungeschlechtlichen Vermehrung, die in der Regel mit einer Lazeration ihren Anfang nahm und mit einer Regeneration endete.

Dennoch traten in all dieser scheinbaren Willkür bestimmte Gesetze hervor. Die Bildung der Doppeltiere vollzog sich nach denselben Regeln, in deren Verfolg auch die einfachen Tiere entstanden. — Stets sah man das Bestreben, vor jeder Neubildung die alten, ererbten Teile möglichst den neuen Verhältnissen zu akkommodieren. — Der Ösophagus wurde nach einem Prinzipe gebildet, das weit über die Tierspezies hinaus Geltung hat, und der Mannigfaltigkeit in der Entwicklung des Tentakelkranzes schienen doch bestimmte Regeln zugrunde zu liegen. In jedem Falle aber war die Natur bestrebt, ein Tier zu bilden, das lebensfähig war und das auch in der Zukunft die Art zu erhalten vermochte.

Die ungeschlechtliche Vermehrung bietet für *Actinoloba dianthus* so unschätzbare Vorteile, daß demgegenüber die verschiedenartige Ausbildung nicht in Betracht kommt. Diese Spezies ist eine Küstenform. Bei einer geschlechtlichen Fortpflanzung mit ausschwärmenden Jugendstadien würden die Planulä leicht von der Brandung in Gebiete verschlagen werden, wo sie unmöglich existieren könnten. Bei der Lazeration und Regeneration bleibt dagegen die Fußscheibe des jungen Tieres auf der Unterlage verankert und kann so den anstürmenden Wassern ausreichenden Widerstand entgegensetzen.

Literaturverzeichnis.

Andres, Dott. Angelo, Intorno alla scissiparità delle attinie. Mitteil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. 3. Leipzig 1882. S. 124—148. Taf. VII.

Appellöff, Studien über Aktinienentwicklung. Bergens Museums. Aarbog 1900.

Ashworth, J. H., und Annandale, N., Observations on some Aged Specimens of Sagartia troglodytes and on the Duration of Life in Coelenterates. Proc. R. Soc. Edinburgh. Vol. 25. p. 295—308. Zitiert nach: Zoologischer Jahresber. f. 1904. S. 24.

Bohn, Georges, Scissiparité et autotomie chez les Actinies. Comptes rendus Hebdomadaires des séances et mémoires de la Soc. de Biologie. 60e Année. Année 1908. Séance du 30 mai. p. 936—939.

—— Les facteurs de la rétraction et de l'épanouissement des Actinies. Wie oben. Séance du 27 juin. p. 1163—1167.

Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 2. Abt. 2. Coelenterata, bearbeitet von Dr. Carl Chun. Abschnitt 1. Leipzig 1889—1892.

Browne, Ethel N., The Production of New Hydranths in Hydra by the Insertion of Small Grafts. Journ. of Exper. Zool. Vol. 7. 1900.

Carlgren, O., Studien über nordische Aktinien. I. K. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bd. 25. Nr. 10. 1893.

—— Über abschnürbare Tentakel bei den Aktiniarien. Zool. Anzeiger. Bd. 22. 1899. S. 39—44.

—— Studien über Regenerations- und Regulationserscheinungen. I. Über die Korrelationen zwischen der Regeneration und der Symmetrie bei den Aktiniarien. Mitgeteilt am 13. Jan. 1904 v. G. Retzius u. H. J. Théel. Kgl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bd. 37. Nr. 8. Stockholm 1904.

—— Kurze Mitteilungen über Anthozoen. 1. Über die Entstehung der 12 ersten Tentakel bei den Aktiniarien. Zool. Anzeiger. Bd. 27. Nr. 16/17. 3. Mai 1904. S. 534—544.

—— Noch einmal Polyparium ambulans Korotn. Rosenthal, Biolog. Zentralblatt. Bd. 25. 1905. S. 253—256.

—— Studien über Regenerations- und Regulationserscheinungen. II. Ergänzende Untersuchungen an Aktiniarien. Kgl. Svenska Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bd. 43. Nr. 9.

Claus-Grobben, Lehrbuch der Zoologie. 2. Aufl. Marburg 1910.

Davis, D. W., Fission and Regeneration in Sagartia luciae. Science. N. S. Vol. 29. 1909. p. 714.

Delage, Y., und Hérouard, Traité de Zoologie Concrète. Tome II. 2me Partie. Les Coelentérés. Paris 1901.

Dicquemare, Abbé, A Second Essay on the Natural History of the Sea Anemonies. Translated from the French. Philosophical Transactions. Vol. 65. 1775. Part I. p. 207—248.

—— Extrait des porte-feuilles de M. l'Abbé Dicquemare, Sur les Anémones de Mer. Les Anémones de Mer, de la troisième espèce, considérées comme baromètres, et comparées au baromètre ordinaire. Observations sur la Physique, sur l'histoire naturelle et sur les arts. Tome septième. Juin 1776. p. 515—523.

—— Suite des mémoires de M. l'Abbé Dicquemare, pour servir à l'histoire des Anémones de Mer. Mémoire sur la génération de la quatrième espèce. Observations sur la Physique etc. Tome huitième. Juillet 1776. p. 305—313.

—— Lettre de M. l'Abbé Dicquemare, de plusieurs Académies Royales des Sciences, Auteur de ce Recueil, sur quelques reproductions animales. Observations sur la Physique etc. Tome 7. p. 298—300.

Dixon, G. Y. und A. F., Notes on Bunodes and Tealia. Proc. R. Dublin Soc. Vol. 6. p. 310—326. T. 4, 5. Zitiert nach: Zoologischer Jahresber. f. 1891. Anthozoa S. 11.

Ehlers, E., Zur Auffassung des Polyparium ambulans (Korotneff). Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 45. Leipzig 1887. S. 491—498.

Faurot, L., Développement du pharynx des couples et des paires de cloisons. Archives de Zoologie expérimentale. Tome I. No. 3. 1903.

Fischer, P., Description d'une nouvelle espèce du genre Edwardsia Quatrefages. Bull. Soc. Z. France. 13. Année. p. 22—23. Zitiert nach: Zoologischer Jahresber. f. 1888. Berlin 1890. Coelenterata S. 31.

Hadži, J. (Agram), Haben die Scyphomedusen einen ektodermalen Schlund? Zool. Anzeiger. Bd. 37. Nr. 19/20. 1911.

HAHN, C. W., Dimorphism and Regeneration in Metridium. Journ. of Exper. Zool. Vol. 2. 1905.

HAMMATT, M. L., Reproduction of Metridium marginatum by fragmental-fission. The American Naturalist. Vol. 40. 1906. p. 583—591.

HAZEN, ANNAH PUTNAM, The Regeneration of an Oesophagus in the Anemone Sagartia luciae. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 14. 1902. S. 592—599. Pl. 31.

HERTWIG, OSCAR und RICHARD, Die Aktinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 13. 1879. S. 457—640; Bd. 14. 1880. S. 39—89.

JOHNSTON, GEORGE, A History of the British Zoophytes. Edinburgh, London, Dublin 1838.

KOELITZ, W., Morphologische und experimentelle Untersuchungen an Hydra. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 31. Heft 2.

—— Über Längsteilung und Doppelbildung bei Hydra. Zool. Anzeiger. Bd. 35. 1910.

KOROTNEFF, A., Polyparium ambulans. Zool. Anzeiger. 9. Jahrg. 1886. S. 320—323.

—— Zwei neue Coelenteraten. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 45. 1887. S. 468—486. Taf. 23.

KOWALEWSKY, A., und MARION, A. F., Documents pour l'histoire embryogénique des Alcyonaires. Ann. Mus. H. N. Marseille. Vol. 1. No. 4. p. 50. Zitiert nach: Zoologischer Jahresber. f. 1883. Leipzig 1885. Coelenterata S. 115.

KWIETNIEWSKI, CASIMIR R., Revision der Aktinien, welche von Herrn Prof. STUDER auf der Reise der Korvette Gazelle um die Erde gesammelt wurden. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 30. Neue Folge Bd. 23. Jena 1896. S. 583—603.

LACAZE-DUTHIERS, Développement des Coralliaires. Arch. Zool. expér. I. II. 1872—1873.

MOSZKOWSKI, MAX, Die Ersatzreaktionen bei Aktinien (Actinia aequina und Actinoloba dianthus). Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 24. Heft 3. Leipzig 1907. S. 411—433.

MCMURRICH, J. PLAYFAIR, Contributions on the Morphology of the Actinozoa. II. On the development of the Hexactiniae. Journ. of Morphology (WHITMANN). Vol. 4. Boston 1891. p. 303—330.

—— The Phylogeny of the Actinozoa. Journ. of Morphology. Boston. Vol. 5. p. 125—164. Zitiert nach: Zoologischer Jahresber. f. 1891. Berlin 1893. Coelenterata S. 17—20.

—— Contributions on the Morphology of the Actinozoa. 4. On some Irregularities in the Number of the Directive Mesenteries in the Hexactiniae. Zool. Bull. Boston. Vol. 1. p. 115—122. Zitiert nach: Zoologischer Jahresber. f. 1897. Berlin 1898. Coelenterata S. 14.

—— Report on the Hexactiniae of the Columbia University Expedition to Puget Sound during the Summer of 1896. Ann. New York Acad. Sc. Vol. 14. p. 1—52. Zitiert nach: Zoologischer Jahresber. f. 1902. Berlin 1903. Coelenterata S. 17.

—— Report on the Actiniae collected by the U. S. fish commission steamer Albatross during the winter of 1887/88. Proc. U. S. Nation. Mus. Vol. 16. p. 11—216. Zitiert nach: Zoologischer Jahresber. f. 1893.

PARKE, H. H., Variation and Regulation of Abnormalities in Hydra. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 10. 1900. S. 692—710.

Parker, G. H., The reactions of Metridium to food and other substances. Bullet. of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. 29. No. 2. March 1896.

—— The Mesenteries and Siphonoglyphs in Metridium marginatum Milne-Edwards. Bullet. of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. 30. No. 5. March 1897.

—— Studies from the Newport Marine Laboratory communicated by Alexander Agassiz. XLII. Longitudinal fission in Metridium marginatum Milne-Edwards. Bullet. of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. 35. No. 3. October 1899.

Pax, Dr. Ferdinand, Aktinienstudien. I. Polyparium ambulans. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. 45. Jena 1909. S. 325—335. Taf. 27.

—— Studien an westindischen Aktinien. Abdruck aus den Zoologischen Jahrbüchern (Spengel, Gießen). Suppl. 11. Heft 2. Jena 1910.

Rand, Herbert W., Regeneration and Regulation in Hydra viridis. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 8. Leipzig 1899. S. 1—34 Taf. 1.—4.

—— The Regulation of Graft Abnormalities in Hydra. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. 9. Leipzig 1900. S. 161—214. Taf. 5—7.

Torrey, Harry Beal, Observations on Monogenesis in Metridium. Proceedings of the California Academy of Sciences. Third Series. Zoology. Vol. 1. No. 10. San Francisco 1898.

—— On the Habits and Reactions of Sagartia Davisi. Biol. Bull. Woods Holl. Vol. 6. p. 203—216. Zitiert nach: Zoologischer Jahresber. f. 1904.

Torrey, Harry Beal, and Mery, Janet Ruth, Regeneration and non-sexual reproduction in Sagartia Davisi. University of California Publications. Zoology. Vol. 1. No. 6. p. 211—226. May 10, 1904.

Wilson, On the development of Manicina areolata. Journ. of Morphology. Boston. Vol. 2. p. 191—252. Zitiert nach: Zoologischer Jahresber. f. 1888. Berlin 1890. Coelenterata S. 22.



Lebenslauf.

Ich, Hermann Bruno Hausding, geboren am 22. Juli 1883, ev. luth., besuchte in meiner Heimat Kamenz 1890—98 die erste Bürgerschule mit Selekta. 1898 kam ich auf das Kgl. Seminar Löbau und verblieb hier bis 1904. Nach drei Hilfslehrerjahren an der achtklassigen einfachen Volksschule in Rähnitz (Bz. Dresden) und nach bestandener Wahlfähigkeitsprüfung wurde ich Ostern 1907 als ständiger Lehrer an die mittlere Volksschule zu Mügeln (Bz. Dresden) berufen. 2 Jahre lang verwaltete ich dieses Amt und ging Ostern 1909 nach Leipzig, um Pädagogik, Zoologie, Botanik und Deutsch zu studieren. Nach 8 Semestern legte ich die pädagogische Prüfung ab und wurde vom Hohen Kgl. Ministerium des Kultus und öffentlichen Unterrichts zunächst als Vikar in Auerbach und am 1. April 1913 als personalständiger Hilfslehrer an dem König Friedrich-August-Seminar in Dresden-Strehlen angestellt.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.